ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

HERAUSGEGEBEN

von

PROF. DR. J. W. SPENGEL
IN GIESSEN.

SUPPLEMENT-BAND VII.

FESTSCHRIFT ZUM 70. GEBURTSTAGE DES HERRN GEH. RATHS PROF. DR. A. WEISMANN.

MIT 32 TAFELN UND 104 ABBILDUNGEN IM TEXT.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

FESTSCHRIFT

ZUM

SIEBZIGSTEN GEBURTSTAGE

DES

HERRN GEHEIMEN RATHS

PROF. DR. AUGUST WEISMANN

IN

FREIBURG IN BADEN.

MIT 32 TAFELN UND 104 ABBILDUNGEN IM TEXT.

JENA,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1904.

Alle Rechte, namentlich das der Uebersetzung, vorbehalten.

1585

HERRN GEHEIMEN RATH

PROF. DR. AUGUST WEISMANN

ZU SEINEM 70. GEBURTSTAGE

AM 17. JANUAR 1904

ALS ZEICHEN DER ANERKENNUNG SEINES BAHNBRECHENDEN

SCHAFFENS AUF VIELEN GEBIETEN DER ZOOLOGIE

UND VOLL DANKBARKEIT FÜR DIE VON SEINEN SCHRIFTEN

AUSGEGANGENE REICHE ANREGUNG

IN TIEFSTER VEREHRUNG

GEWIDMET

VON DEN MITARBEITERN UND DEM VERLEGER.

Inhalt.

Seite

Wiedersheim, R., Ueber das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoern sowie über die Phylogenie der Lunge. Mit Tafel 1—6 und 1 Abbildung im Text 1

Gruber, August, Ueber Amoeba viridis Leidy. Mit Tafel 7 . . 67

Petrunkewitsch, Alexander, Künstliche Parthenogenese. Mit Tafel 8—10 und 8 Abbildungen im Text 77

Guenther, Konrad, Keimfleck und Synapsis. Mit Tafel 11 . . 139

Häcker, Valentin, Bastardirung und Geschlechtszellenbildung. Mit Tafel 12 und 13 Abbildungen im Text 161

Korschelt, E., Ueber Doppelbildungen bei Lumbriciden. Mit Tafel 13—14 und 7 Abbildungen im Text 257

Zur Strassen, Otto L., Anthraconema. Mit Tafel 15—16 und 9 Abbildungen im Text 301

Woltereck, R., Ueber die Entwicklung der Velella aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. Mit Tafel 17—19 und 6 Abbildungen im Text 347

Speiser, P., Die Hemipterengattung Polyctenes Gigl. und ihre Stellung im System. Mit Tafel 20 373

Brauer, August, Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. Mit Tafel 21—22 und 7 Abbildungen im Text . . . . . .

Boveri, Th., Ueber die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus. Mit 10 Abbildungen im Text 409

Spemann, Hans, Ueber experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem Defect. Mit Tafel 23—24 und 24 Abbildungen im Text 429

Hesse, Richard, Ueber den feinern Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbelthiere. Mit Tafel 25 und 3 Abbildungen im Text 471

Seite

Katharıner, L., Ueber die Entwicklung von Gyrodactylus elegans v. Nrdm. Mit Tafel 26—28 und 10 Abbildungen im Text . 519

Friese, H. u. F. v. Wagner, Ueber die Hummeln als Zeugen natürlicher Formenbildung. Mit Tafel 29—30 551

Forel, August, Ueber Polymorphismus und Variation bei den Ameisen 571

Emery, C., Zur Kenntniss des Polymorphismus der Ameisen. Mit 6 Abbildungen im Text 587

Wasmann, E., Zur Kenntniss der Gäste der Treiberameisen und ihre Wirthe vom obern Congo. Mit Tafel 31—33 611

Ludwig, Hubert, Brutpflege bei Echinodermen 683

Ziegler, Heinrich Ernst, Der Begriff des Instinctes einst und jetzt 700

Spengel, J. W., Ueber Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbelthiere 727

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Ueber das Vorkommen eines Kehlkopfes bei Ganoiden und Dipnoern sowie über die Phylogenie der Lunge.

Von

R. Wiedersheim, Freiburg i. B.

Hierzu Taf. 1—6.

1. *Lepidosteus osseus.*

Als ich vor 23 Jahren die Vorbereitungen traf zur Herausgabe meines Lehrbuches der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere und dabei die verschiedenen Organsysteme durchpräparirte, wurde ich zum ersten Male auf eigenartige Structurverhältnisse am Schwimmblaseneingange von *Lepidosteus* aufmerksam und schilderte dieselben, wie folgt. „Bei *Lepidosteus* zeigt die Schwimmblase ein von derjenigen des *Polypterus* verschiedenes Verhalten, und dies bezieht sich nicht allein auf die Structur der Schwimmblase selbst, sondern auch auf den Eingang, der, obgleich an der dorsalen Rachenwand gelegen, doch in einen kehlkopfartigen, aus Faserknorpel gebildeten Vorraum hineinführt. Erst aus letzterm, welcher lateralwärts taschenförmige Aussackungen erzeugt und sich mit einer senkrecht auf der Körperlängsachse stehenden Spalte[1]) nach hinten öffnet

1) „Diese Spalte liegt in der Mitte einer elastischen, quer zur Körperlängsaxe liegenden Membran und diese bildet, indem sie den vordersten kuppelartigen Abschluss der Schwimmblase repräsentirt, einen spitzen Winkel mit der Ebene (dorsale Rachenwand), in welcher der äussere Eingangsschlitz gelegen ist. Vgl. fig. 477 A, B. Letzterer wird von zwei

(fig. 477, A, *Sp*), geräth man in die eigentliche Schwimmblase hinein. Jene Spalte erinnert auffallend an eine Stimmritze, und ich bin überzeugt, dass die sie lateralwärts begrenzende elastische Membran (vgl. die Anmerkung) durch die aus der Schwimmblase ausströmende Luft in tönende Schwingung versetzt werden kann.

Die Schwimmblase (*S*) selbst ist ein riesiger, unpaarer Sack, der sich fast durch die ganze Leibeshöhle erstreckt und der mit der dorsalen Magenfläche sowohl als mit der Aorta aufs Innigste verlöthet ist. Ihrer ganzen dorsalen Mittellinie entlang verläuft auf der Innenfläche ein breites, fibröses Band (fig. 478, B), wodurch vielleicht ihre paarige Anlage angedeutet wird" etc.

Ich hatte zu jener Zeit keine Veranlassung, auf diese Verhältnisse näher einzugehen, auch fehlte es mir an weiterm Untersuchungsmaterial, allein ich habe die Sache doch im Auge behalten und damals schon den Entschluss gefasst, bei passender Gelegenheit darauf zurück zu kommen.

Dies ist nun im Verlaufe des vergangenen Wintersemesters geschehen, und ich habe die wesentlichsten Resultate im 22. Bd. des Anatomischen Anzeigers bereits bekannt gegeben.[1])

Selbstverständlich hielt ich bei der Wiederaufnahme meiner Studien genauere Umschau in der Literatur, konnte aber bald constatiren, dass trotz der zahlreichen Untersuchungen, welche im Laufe der letzten 60 Jahre über *Lepidosteus*, theils nach der morphologischen, theils nach der physiologischen Seite hin, angestellt worden sind, keine einzige derselben das betreffende Thema in seinem Kernpunkte erfasst und in befriedigender Weise behandelt. Meistens handelt es sich nur um kurze, nichts sagende Bemerkungen, und nur Van der Hoeven (15) geht etwas auf die Detailverhältnisse ein, indem er sich folgendermaassen vernehmen lässt: „Sehr weit nach vorn findet sich in der Rückseite des Oesophagus eine longitudinale Spalte (fig. 4. *g. l.*) von 7 mm Länge, eine Glottis, welche mit dem Oesophagus communicirt. Diese Glottis zeigt sich unmittelbar hinter den obern Schlundplatten und führt zu einem häutigen Theil (Henle's Stimmlade, fig. 5, 6), welcher an seinem Anfang knorpelig zu sein scheint und sich in der Mitte der Blase dort fortsetzt, wo die apo-

faserknorpeligen Lippen umsäumt, und an diesen inserirt sich mit dem grössten Theil seiner Fasern ein breiter fächerförmiger Dilatator, welcher von den bezahnten Schlundknochen entspringt".

1) Wiedersheim, R., Ueber den Kehlkopf der Ganoiden und Dipnoër.

neurotische Rückenlinie verläuft. Auf beiden Seiten dieser Linie (fig. 4 *f. t.*) sieht man an gewissen Stellen musculöse Fasern (Dissepimenta fig. 4 *d. d. d.*) ausgehen, welche circuläre Höhlen umschreiben" . . . etc. „Die Glottis bildet an der obern oder Rückenseite zwei ziemlich starke Vorsprünge von dreieckiger Gestalt. Sie sind zwei Giessbeckenknorpeln auffallend ähnlich (fig. 6), aber sie scheinen mir keinen Knorpel zu enthalten; man muss, um diese Theile deutlich zu sehen, einen Theil der äussern Haut der Speiseröhre ablösen, indem sie sich in den Häuten derselben befinden. Wenn man nicht zuvor diese Partie weggenommen hat, sieht man nur den untern Theil dieser Arytaenoidfalten hinter einer queren Randleiste (fig. 5). Zwischen diesen beiden Stützen sieht man die innere Oeffnung der Glottis, welche schräg vom Oesophagus nach dem Canal absteigt, den man passender Weise nach der vortrefflichen Arbeit von Henle Stimmlade nennen könnte."

Man wird zugeben, dass man sich nach der vorstehenden Schilderung nur schwer eine Vorstellung von dem wirklichen Sachverhalt bilden kann und dass diese Schwierigkeit durch die beigefügten, mehr als skizzenhaften, ja z. Th. geradezu unrichtigen Abbildungen nicht beseitigt wird. Jedenfalls aber geht daraus hervor, dass Van der Hoeven die eigenartigen Verhältnisse nicht entgangen sind, und es ist sehr bemerkenswerth, dass ihm bereits die Aehnlichkeit mit einem Kehlkopf Veranlassung zu einem Vergleiche mit laryngealen Bildungen gegeben hat. Ob und wie weit derselbe begründet ist, soll später gezeigt werden.

In einem Anhang zu der Van der Hoeven'schen Notiz findet sich die Antwort Joh. Müller's auf einen Brief Van der Hoeven's vom 30. Oct. 1840, worin von den Unterscheidungsmerkmalen einer Schwimmblase von einer Lunge die Rede ist und worin unter anderm betont wird, „dass die Oeffnung einer wahren Schwimmblase auch an der ventralen Seite des Schlundes stattfinden kann" und dass selbst ein Fall existirt, „wo sie ganz zur Seite sich öffnet (*Erythrinus*).[1]) Daraus wird es augenscheinlich, dass die Einmündung der Schwimmblase in den Schlund von der dorsalen Seite rund um bis zur ventralen Mittellinie wandern kann." (*Polypterus.*)

1) Jacobi, H. S. R., De vesica aërea piscium cum appendice de vesica aërea cellulosa Erythrini, Berolini 1840, Inaug.-Dissert. — Vgl. auch Sagemehl, M., Beitr. z. vergl. Anat. der Fische, 3. Das Cranium der Characiniden etc., in: Morph. Jahrb., V. 10, 1885.

Auf die von Van der Hoeven berührten Organisationsverhältnisse des Schwimmblaseneinganges von *Lepidosteus* kommt Joh. Müller nicht zu sprechen, sondern erwähnt in seiner Schrift „Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden" (20) nur, dass sich die durch einen länglichen Schlitz repräsentirte Oeffnung an der obern Schlundwand befinde.

In einem Aufsatze J. Hyrtl's (17) über die Schwimmblase des *Lepidosteus* ist von der weiten und schlitzförmigen Glottis nur kurz die Rede, während die Schwimmblase mehr Berücksichtigung findet. Es wird betont, dass sie von zahlreichen Aesten der Bauchaorta versorgt werde und dass die Arterien, bevor sie capillär werden, garbenförmige Büschel von geringer Länge, aber sehr bedeutender Anzahl bilden. Diese kleinen Gefässgarben sind über die ganze innere Schwimmblasenfläche, mit Ausnahme der Längsbinden, gleichmässig verbreitet. Die Function der Schwimmblase soll keine respiratorische sein, da sie „nur rothes Blut erhält und schwarzes in das Körpervenensystem zurückschickt".

Das von Owen behauptete Luftschlucken der Ganoiden hält Hyrtl für unwahrscheinlich, wenn nicht für unmöglich, ein Irrthum, den ich später richtig stellen werde.

R. Owen (22) erwähnt, dass der Ductus pneumaticus bei vielen Teleosteern nur durch ein kleines, einfaches Loch mit dem Schlund communicire und fügt dann hinzu: „but provided with special muscles in the *Lepidosteus*, where it opens upon the dorsal aspect of the oesophagus, and with a sphincter and cartilage in the *Polypterus* and *Lepidosiren*, where it communicates like a true glottis with the ventral surface of the beginning of the oesophagus." p. 494 findet sich die kurze Bemerkung: „the short, straight and wide ductus pneumaticus in the *Lepidosteus* opens also into the dorsal part of the oesophagus, the orifice being served by a sphincter".

Wie ich auf Grund eigner Untersuchungen zu zeigen Gelegenheit haben werde, hat Owen in seiner Darstellung Richtiges mit Falschem vermischt: so spricht er z. B. bei *Polypterus* und *Lepidosiren* irrthümlicher Weise von „Knorpeln" im Bereich der „glottis", wofür keine Berechtigung vorliegt.

In der Arbeit von F. M. Balfour u. W. N. Parker (2) findet sich folgende Bemerkung: „The air-bladder is 45 centims. long, and opens into the alimentary canal by a slit-like aperture on the median dorsal line, immediately behind the epipharyngeal teeth. Each lip of this aperture is largely formed by a muscular cushion,

thickest at its posterior end, and extending about 6 millims. behind the aperture itself. A narrow passage is bounded by these muscular walls, which opens dorsally into the air-bladder." Die beiden Autoren haben also die Existenz von Muskeln im Bereich der Glottis richtig erkannt, ohne jedoch, was in Anbetracht der interessanten Verhältnisse immerhin verwunderlich ist, weitere Notiz davon zu nehmen und den eigentlichen Kern der Sache ins Auge zu fassen.

Sie haben übrigens die beiden Blindsäcke am Vorderende der Schwimmblase wohl bemerkt und auch die Wirkung der starken, seitlich angeordneten Quermuskelbalken der Blasenwände im Sinne von Compressoren einer Discussion unterzogen, wobei sie zugleich auf die lungenähnliche Structur des Organs verwiesen.

Ferner berichten sie auf Grund amerikanischer Gewährsmänner, dass der Fisch zur Zeit der Fortpflanzung häufig den Kopf bis zum hintersten Ende der Mundspalte über das Wasser erhebe, um so mit schnappendem Geräusche Luft zu schlucken.

Diese Beobachtung finde ich auch durch die Berichte von L. Agassiz, Poey, G. Burt Wilder (30) und E. L. Mark (18) bestätigt. Letzterer Autor, der an seinen, in Aquarien lebenden Thieren Beobachtungen anstellte, vermochte zu constatiren, dass der in ganz charakteristischer Lage zur Wasseroberfläche aufsteigende Fisch Luftblasen theils aus dem Mund, theils aus der Kiemenöffnung abgab. Stets wurde dabei der Körper leicht seitlich gewälzt und zwar, wie Mark meint, wohl zu dem Zweck, um dem am Pharynxdach befindlichen Schlitz eine für den Austritt der Luft möglichst günstige Lage zu geben. Zuweilen geschieht dies auch (vgl. Wilder l. c.) unter ganz plötzlich erfolgender Seitwärtsrollung des Körpers, und nicht selten findet diese Luftabgabe in regelmässigen Zeitabschnitten von $^1/_2$—$^3/_4$ Minuten statt, während die gewöhnliche branchiale Respirationsbewegung der Kiefer und Opercula 95 mal per Minute erfolgt.

Während der Fisch seine lange Schnauze aus dem Wasser streckt, soll es nicht möglich sein, zu entscheiden, ob es sich dabei um Aufnahme oder um Abgabe von Luft handle.

Auf Grund von Experimenten nimmt Mark (l. c.) an, dass das Blut durch die Schwimmblasenathmung Sauerstoff zugeführt bekommt, dass aber die Kohlensäureabgabe auf irgend eine andere Weise, höchst wahrscheinlich durch die Kiemen, bewerkstelligt werde. Jedenfalls konnten in dem ausgeathmeten Gas der Schwimmblase entweder gar keine oder doch nur Spuren von Kohlensäure nachgewiesen werden.

Mit diesen Befunden stimmen auch die Erfahrungen von J. E. V. Boas (8) überein, der sich auf p. 393 seines Lehrbuchs der Zoologie folgendermaassen vernehmen lässt: „beim Knochenhecht [d. h. *Lepidosteus*] z. B. erhält die Lunge Blut von der Aorta, also arterielles Blut, welches in der Lunge weiter oxydirt wird, während die Lungenvenen, welche also sehr sauerstoffreiches Blut führen, sich mit den grossen Venen (Vv. cardinales) vereinigen, welche das venöse Blut aus dem übrigen Körper zum Herzen führen; das Herz und damit auch die Kiemen empfangen also ein gemischtes, arteriell-venöses Blut".

Endlich will ich noch einer mir von einem meiner amerikanischen Schüler, R. Terry, gemachten mündlichen Mittheilung gedenken. Terry hielt verschiedene Exemplare von *Lepidosteus* in einem Aquarium und konnte constatiren, dass dieselben beim Aufsteigen aus dem Wasser „knurrende" oder „grunzende" Töne von sich gaben.

Im Vorstehenden habe ich Alles zusammengetragen, was mir über die einschlägigen Verhältnisse von *Lepidosteus* bekannt geworden ist, und man wird zugeben müssen, dass schon die eigenartigen biologischen Verhältnisse, ganz abgesehen von der bedeutsamen systematischen Stellung, welche jener Fisch in der Thierreihe einnimmt, zu eingehenderen morphologischen Studien aufforderten. Die dabei erhaltenen Resultate sollen nun im Folgenden geschildert werden.

Es standen mir im Ganzen die Köpfe von 5 wohl conservirten, erwachsenen Exemplaren von *Lepidosteus osseus* zur Verfügung. Zur ersten Orientirung machte ich einen Horizontalschnitt derart, dass sämmtliche fünf Kiemenbogen nahe ihrem dorsalen Ende durchschnitten und zugleich die ventrale Pharynxwand so weit nach hinten durchgetrennt wurden, dass sich ein bequemer Einblick in die Lagebeziehungen der dorsal liegenden Glottis, wie ich den Eingang in die Schwimmblase nennen will, zur Nachbarschaft ermöglichen liess.

Dies ist auf dem Präparat, welches der Fig. 1 zu Grunde liegt, geschehen, und man sieht hier bei *I—V* die durchschnittenen Kiemenbogen und zwischen ihnen bei *1—4* vier Branchialschlitze. Im Bereich des 5. Kiemenbogenpaares liegen am Munddach zwei grosse flache und reich bezahnte knorpelig-knöcherne Pharyngealplatten, die, wie schon J. W. Van Wijhe betont (29) hat, wahrscheinlich aus der

Verschmelzung zweier Infrapharyngobranchialia hervorgegangen sind. Die betreffende Verknöcherungszone entspricht einem Os pharyngeum superius. Der Zusammenfluss, bezw. die sehr kräftige Ausbildung jener Pharyngealplatten ist sicherlich auf die gewaltige Glottismusculatur, welche daselbst zum grössten Theil entspringt und inserirt, zurückzuführen (Fig. 1, *Phbr*).

Die Schleimhaut zwischen und hinter den Pharyngealplatten ist in Längsfalten erhoben, und medianwärts liegt die von zwei scharfkantigen, derb, ja fast knorpelartig hart sich anfühlenden Lippen begrenzte Glottis (*G*). Sie besitzt an dem vorliegenden Präparat eine Länge von 17 mm. Der ganze Kopf besass eine Länge von 27 cm.

Zur weitern Orientirung mag Fig. 2 dienen. Diese stellt einen Medianschnitt bei doppelter Vergrösserung dar, und man sieht nach hinten und zugleich medianwärts von den Pharyngealplatten *Phbr* bei † † den freien Rand der Glottislippe rechterseits. Von hier aus geht es in die tiefe Rima glottidis hin, welche auf beiden Seiten von zwei derben, dicht verfilzten, kernreichen Bindegewebsmassen, denen zahlreiche elastische Elemente beigemischt sind, umgeben ist, (*SS*) (vgl. auch Fig. 5 bei *SS* und Fig. 7—9, † †). Die in oro-caudaler Richtung (bei *K*) kissenartig sich verdickenden und in das Cavum der Schwimmblase polsterartig einragenden Stützmassen stürzen gegen den sagittal stehenden Spaltraum der Glottis steil ab, und letzterer erweitert sich an seinem Grunde, d. h. dorsalwärts gegen die Basis cranii zu, Tförmig (Fig. 7, 8, bei R^1R^1) und führt endlich in das Innere der Schwimmblase hinein (Fig. 2 *SB*). Dorsal liegen die Aorta (*Aor*) und weiterhin die Wirbelsäule mit dem Wirbelcanal (*WS, can. vert.*), ventral trifft man auf eine Schicht lockern, von zahlreichen Vagusästen und Gefässen durchzogenen Bindegewebes sowie auf den Pharynx (*L. Bg, Phar.*).

Der Eingang zur Schwimmblase, der „Ductus pneumaticus", unterliegt während des Lebens offenbar den allermannigfachsten Grösse- und Formschwankungen; denn es findet sich in seinem engern und weitern Bereich ein Muskelapparat, welcher in seiner complicirten Anordnung und reichen Entfaltung demjenigen eines hochentwickelten Kehlkopfes nicht nachsteht.

Wir gehen bei der Präparation der Muskeln am besten von der Fig. 1 aus, blicken also vom Cavum oris et pharyngis aus zunächst gegen die Basis cranii. Entfernt man die Schleimhaut und zieht die Kiemenbogen 1—5 weit lateralwärts, so hebt sich ein erhöhtes Mittelfeld mit der Rima glottidis (*R*) als Centrum von der

etwas tiefer liegenden Umgebung ab. Im erstgenannten Gebiet präsentirt sich sofort ein gewaltiger Muskelcomplex, der im Wesentlichen aus Abschnitten des M. dilatator et protractor laryngis besteht, während das laterale Gebiet von dem Constrictor pharyngis resp. laryngis et pulmonis eingenommen wird. Beide Systeme müssen im Interesse einer übersichtlichen Darstellung gesondert betrachtet werden.

a) M. dilatator et protractor laryngis.
(Fig. 2, *Da*; Fig. 3, *D. a.*, *D. p. Pro.*)

Der erweiternde Muskel des Kehlkopfes, welcher einem M. interarcualis transversus dorsalis entspricht und welcher, wie später ersichtlich sein wird, nur zum Theil eine dilatirende Wirkung besitzt, zerfällt in eine vordere (orale) und eine hintere (caudale) Partie (*D. a* und *D. p*). Beide entspringen auf der Dorsalseite der Pharyngealplatte und verlaufen mit verschiedener Faserrichtung gegen die Rima hin.

Der vordere Dilatator (*D. a*) convergirt mit seinem Gegenstück in schräger Richtung nach innen und caudalwärts in der Mittellinie, wo beide Hälften zum grossen Theil in eine sehnige Raphe (*Ra*) ausstrahlen, welche in der Vorwärtsverlängerung der Stimmritze liegt. Weiter nach hinten entspringende Fasern (*Da*[1]) tauchen unter die caudale Dilatatorpartie dorsalwärts hinunter, strahlen in den Wänden der Rima aus und verschmelzen im Bereich des medialen Endes vom 4. Kiemenbogen (Epibranchiale) theils mit dem Constrictor, theils mit dem Retractor laryngis (s. später).

Die Portion *D. a* des vordern Dilatator wird übrigens auf Grund ihres Faserverlaufs weniger eine erweiternde als vielmehr eine vorziehende Wirkung haben, sie wird also den M. protractor (*Pro*) unterstützen. Letzterer entspringt seitlich von der Schädelbasis, aussen und hinten an der Hörkapsel, kreuzt dann im Lauf nach rückwärts einwärts die dorsalen Enden des 1. und 2. Kiemenbogens und inserirt sich auf der Dorsalseite der Pharyngealplatte (*Phbr*). Dieser Muskel, welcher zum System der Mm. levatores arcuum branchialium int. post. gehört, vermag somit nicht nur jene Platte kraftvoll oralwärts zu ziehen, sondern dehnt, da das ganze Dilatatorensystem, wie bereits erwähnt, von jener Platte entspringt, seine Wirkung auch auf den gesammten Kehlkopf und das vordere Schwimmblasengebiet aus.

Entfernt man den M. protractor, so erscheint dorsal von ihm ein starker, von der Pharyngealplatte entspringender Muskel, welcher sich am Epibranchiale des 4. Kiemenbogens anheftet (Fig. 3 *Int. arc. d*). Er gehört zur Gruppe der Mm. interarcuales obliqui dorsales und wird von der 3. Kiemenvene (3 *V*), welche sich zwischen ihm und dem M. protractor hindurch schiebt, überkreuzt. Die Lageverhältnisse der übrigen Kiemenvenen erhellen aus der Fig. 3 (1—4 *V*). Dorsalwärts von dem letztgenannten Muskel sieht man die Vagusäste zum 3. und 4. Kiemenbogen verlaufen.

Was nun die weitere caudalwärts liegende Dilatatorportion (Fig. 3 und 4, *D. p*) betrifft, so entspringt sie ihrer grössten Ausdehnung nach vom hintern und medialen Rand, sowie auch noch zum Theil von der dorsalen Seite der Pharyngealplatte. Sie ist viel kräftiger als die vordere Portion und zeigt eine ausgesprochene Neigung, sich in mehrere, allerdings nirgends scharf von einander getrennte Schichten mit verschiedenem Faserlauf zu differenziren. Die am meisten oralwärts liegende, tiefere Schicht (*D. p*[1]) verläuft fast ganz quer, und dies gilt auch für den vordern Bezirk der nächst hintern, oberflächlichern Schicht *D. p*. Im Uebrigen aber nähern sich deren laterale Faserzüge immer mehr der Längsrichtung und treten unterhalb der später zu schildernden, oberflächlichern Portion *D*, als Protractoren der Lunge wirkend, hindurch (Fig. 3 bei *D. p*[2]) und verfilzen sich daselbst mit den Ringmuskeln ** *Co. vent*. Seitlich erfahren sie eine Art Umrollung derart, dass sie in der Furche *F, F* dorsalwärts mit dem Constrictor pharyngis (*Co*) untrennbar zusammenfliessen.

Nach hinten (caudalwärts) von der Glottis (*R*) differenziren sich die oberflächlichen, d. h. die am meisten ventralwärts liegenden Faserbündel unter gegenseitiger Ueberkreuzung in der Mittellinie zu einer besondern Schicht (*D*), welche mit starken Querringen die vordere Partie der Schwimmblase zwingenartig, gleichsam strangulirend, an der Stelle umgreift, wo lateralwärts die Blindsäcke (*BS*) von ihr abgehen (Fig. 3, bei *) und wo ein starker Ast des Nervus vagus im Begriff ist, die ventrale Lungenwand zu durchbohren.

Von dieser Stelle aus setzen sich auch zahlreiche breite, eng verflochtene Muskelbündel auf die Schwimmblase caudalwärts fort (** *Co. vent*), umgreifen dieselbe lateralwärts (bei *l. W*) und erreichen in continuirlicher Schicht auch noch die dorsale Schwimmblasenwand (Fig. 4, bei *Co. * dors*). Dabei werden elegante Muskelbogen [1])

1) Diese Muskelbogen entsprechen den ersten, am weitesten oralwärts

formirt, welche den Eingang (*E* bei dem Pfeil) zu den Schwimmblasenblindsäcken (*BS*) überwölben. Letztere können dadurch sicherlich von dem übrigen Schwimmblasenlumen temporär abgesperrt werden, wie denn auch die ganze Schwimmblase, welche ja, wie soeben gezeigt wurde, in ihrem vordern Abschnitt in einem förmlichen Muskelcylinder steckt, zeitweise vom Ductus pneumaticus und dadurch von der Aussenwelt abgeschnürt werden kann (vgl. Fig. 10—12).

In engem Zusammenhang damit steht wohl auch die Ausstülpungsfähigkeit gewisser vorderer Schwimmblasenpartien, welche ich unter 5 Exemplaren 2 mal angetroffen habe und die formell an die collabirten Schallblasen gewisser Anuren erinnern (Fig. 3, bei *AS*, *AS*).

Auf Fig. 4 ist die ganze ventrale Schwimmblasenwand im Bereich der Linie *g*, *g* abgetrennt, wodurch man einen Einblick in die nahen Beziehungen der in der dorsalen Schwimmblasenwand verlaufenden Muskelzüge zu dem Constrictor pharyngis (*Co*) (beide gehen direct in einander über) und ebenso in das weitere Verhalten der Portion *D.p.* des M. dilatator gewinnt.

Die Muskelzüge des letztern nehmen, soweit sie nicht, wie oben geschildert wurde, mit ihren höhern Faserlagen in die Ringmuskelzone einstrahlen, mit ihrer tiefern Schicht eine nahezu longitudinale Faserrichtung an und erscheinen dadurch jederseits vom Kehlkopfeingang als zwei dicke Kegel — oder polsterartige, compacte Prominenzen, welche, wie ich dies ebenfalls früher schon betonte, von der Mucosa der Schwimmblase überzogen werden und caudalwärts in die Höhle der letztern vorragen (vgl. Fig. 4 *K*, *K*). Sie entsprechen der mit *K* bezeichneten Stelle auf Fig. 2 und dienen in ihrem Contractionszustand offenbar als wichtigstes Verschlussmittel der von ihnen flankirten Rima glottidis, bezw. des gesammten Kehlkopfs. Das genauere Verhalten wird aus den später zu besprechenden Querschnitten ersichtlich werden, und ich will hier nur noch betonen, dass wir im vorliegenden Fall einer physiologischen Doppelfunction eines und desselben Muskels gegenüber stehen, eine Thatsache, welcher wir auch bei der Kehlkopfmusculatur gewisser Amphibien wieder begegnen (vgl. die Arbeiten von H. H. Wilder (31—33) und E. Göppert (13, 14).

liegenden Quermuskelbalken der seitlichen Lungenregion, welche ich in meinem Lehrb. d. vergl. Anat. mit „Schiffsrippen“ verglichen habe. Ein zweites derartiges Gebilde habe ich in Fig. 4 mit *M* bezeichnet.

b) M. constrictor pharyngis, laryngis et vesicae natatoriae.

(Fig. 2—5, *Co*, *Co*^{1}, *Co*^{2}, ** *Co. vent*, ** *Co. dors.*)

Mit obiger Bezeichnung habe ich von vorn herein die verschiedenen physiologischen Aufgaben dieses Muskels festgestellt.

Wie bei andern Fischen, so bildet er auch bei *Lepidosteus* einen den ganzen Pharyngealbezirk umgürtenden, dicken Fleischcylinder, der auf Fig. 3 *Co*, *Co*, resecirt und seitlich umgeschlagen ist. Er ist also hier nur in seinem dorsalen Gebiet dargestellt und zeigt bei *Sp.* ein sehniges Zwischengewebe, das vielleicht als letzter Rest eines 6. Kiemenbogens zu deuten ist. Seine Faserrichtung geht schräg von der ventralen und lateralen Seite nach oben (dorsal) und medianwärts, und zwar derart, dass die vordersten Bündel zum Theil am Epibranchiale des 5. Kiemenbogens ihre Anheftung finden. Daraus erhellt die Zugehörigkeit des Muskels zur Gruppe der Mm. transversi dorsales (Vetter).

Die Hauptmasse der grobgebündelten Fasern schlägt, soweit sich letztere nicht an der Pharyngealplatte inseriren, gegen die Basis cranii hin eine rein transverselle Richtung ein und verschwindet in der auf Fig. 3 mit *F*, *F* bezeichneten, tiefen Furche unter dem M. dilatator (*Dp.*), mit welchem sich der Constrictor so innig verwebt, dass beide Muskeln auf eine grosse Strecke präparatorisch gar nicht mehr von einander trennbar sind (Fig. 10, *D. p*).

Zur Feststellung des weitern Faserverlaufes muss man entweder den gesammten laryngealen Muskelcomplex von der Schädelbasis ablösen und ihn von der dorsalen Seite her präpariren, oder man entfernt zunächst die ganze ventrale Lungenwand und lässt darauf den M. dilatator nachfolgen.

Bei der erstern Procedur gehen allerdings die früher schon besprochenen, auf Fig. 3 bei * und ** *Co. vent.* dargestellten Ringmuskelbündel, welche das caudale Kehlkopfende sowie die ventrale Wand des vordern Schwimmblasenabschnittes umgreifen, verloren, und ich will deshalb hier noch einmal darauf aufmerksam machen, dass sie ebenfalls genetisch auf den M. constrictor zurückzuführen sind, d. h. dass auch sie einen integrirenden Bestandtheil desselben darstellen.

Auf Fig. 4, bei * *Co dors.*, ist der dorsale Theil des Schwimmblasensphincters, wie man die betreffende Portion des Constrictors nennen könnte, erhalten, und aus der Abbildung erhellt ohne Weiteres

die enge Zusammengehörigkeit des Schwimmblasenschnürers mit demjenigen des Pharynx (*Co*).

Auf Fig. 5 sind fast der ganze Dilatator sowie die gesammte Schwimmblase entfernt; die sehnigen Platten der Kehlkopfwand (*SS*) wurden künstlich dilatirt und nach aussen umgelegt. Der Constrictor (*Co*) ist nur auf der einen Seite stückweise erhalten, um zu zeigen, wie er ventral von dem später zu betrachtenden M. retractor, bezw. zwischen ihm und dem Dilatator (vgl. Fig. 4), medianwärts tritt, um am Boden des Cavum laryngis mit seinem Gegenstück zu confluiren (Fig. 5, *Co*[1]). Dabei ist er selbstverständlich von Schleimhaut überzogen, allein dieselbe ist stellenweise so dünn und der Muskel selbst so zart, dass die dorsal liegende fibröse Scheide der Aorta und die Zwischensehne des M. retractor durchschimmert (Fig. 5, 7, 8 bei *ZS*). So entsteht bei oberflächlicher Betrachtung der Eindruck, als ob in der Medianlinie des Constrictors eine sehnige Raphe existire, was aber nicht der Fall ist, indem die Muskelfasern vielmehr continuirlich in einander übergehen. Im hintern Bezirk des laryngealen Muskelbodens hat sich ein besonderes Querbündel (Fig. 4, 5, bei *Co*[2]) von ca. 4—5 mm Breite differenzirt, unter dessen freiem, caudalwärts schauendem Rand sich die pulmonale Schleimhaut einige Millimeter weit blindsackartig fortsetzt (vgl. den eingezeichneten Pfeil). Welche Bedeutung dieser Einrichtung zukommt, muss ich dahin gestellt sein lassen.

Dass die Wirkung des Constrictor pharyngis sich auch zugleich auf die Stimmritze und die Schwimmblase erstrecken muss, liegt auf der Hand, und mehr als viele Worte es erläutern könnten, geht dies aus einer aufmerksamen Betrachtung der Querschnitte (Fig. 6—12) hervor, von welchen später die Rede sein wird. Für jetzt will ich nur noch einmal daran erinnern, dass im vordersten Laryngealbezirk, d. h. an dem Punkt, welcher auf Fig. 5 mit †† bezeichnet ist, der Constrictor, der Dilatator und der Retractor zu einem dichten und unentwirrbaren Flechtwerk zusammentreten.

c) M. retractor laryngis.
(Fig. 5, Retr.)

Der Rückzieher des Kehlkopfes und, wie ich gleich hinzufügen kann, auch der Pharyngealplatten.[1]) entspringt von der dorsalen

1) Die Enstehung, resp. Ausbildung des Muskels ist mit diesen Platten in so fern in ursächlichen Zusammenhang zu bringen, als dieselben

Wand der Schwimmblase, zum weitaus grössten Theil aber von der seitlichen Fläche des 3. und 4. Wirbelkörpers. Er entspricht dem M. subspinalis anderer Fische und strahlt, soweit er nicht mit dem Constrictor und Dilatator verschmilzt (s. oben), an den Pharyngealplatten aus. Medianwärts sind die beiden Muskelhälften durch eine starke Zwischensehne (Fig. 5 und Fig. 7—12 bei *ZS*) fest mit einander verbunden, und dorsal von dieser verläuft die Aorta.

Alle die obengenannten Muskeln sind auf die branchiale Musculatur zurückzuführen. Dafür spricht nicht nur ihr örtliches Vorkommen, sondern auch ihre Innervation durch den N. vagus, welcher zum Vorschein kommt, wenn man den Constrictor pharyngis durch einen Längsschnitt trennt.

Dies ist auf der einen Seite der Fig. 3 geschehen, und dadurch zeigt sich, dass ein kräftiger Ast des genannten Nerven, welcher schliesslich als Ramus vesicae natatoriae (*Vag*[1]) die ventrale Schwimmblasenwand durchbohrt, unter beharrlicher Abgabe von Seitenzweigen an der dorsalen Wand des Constrictor pharyngis in schräger Richtung von vorn nach hinten medianwärts zieht (*Vag*). Einer der Seitenzweige begiebt sich, wie aus der Fig. 5 bei † ersichtlich ist, auch zum M. retractor, wodurch auch dessen branchialer Charakter sicher gestellt wird.

Ich wende mich nun zur Besprechung der Querschnitte, welche auf Fig. 6—12 dargestellt sind und die das Verständniss der complicirten Muskelverhältnisse noch wesentlich erleichtern dürften.

Fig. 6 entspricht einer Querebene, welche etwas oralwärts von der Einmündungsstelle der 3. und 4. Kiemenvene (*Kg*, *Kg*) durch den Kehlkopf hindurch geht (vgl. auch Fig. 3, bei 3 *V* und 4 *V*). Dorsal liegt die Aorta (*Aor*), seitlich ist der M. retractor (*Retr*) eben noch angeschnitten, und ventralwärts davon sieht man in querer Richtung den M. constrictor (*Co*) verlaufen, welchem der Kehlkopf, wie einem Prelltuch, gleichsam aufgesetzt ist. Der Dilatator

dadurch kraftvoll caudalwärts gezogen und die in derselben Richtung schauenden Bürstenzähne einem Regurgitiren des Bissens Widerstand leisten können. Die Retractoren stehen also in erster Linie in wichtigen Beziehungen zum Schling-Act.

ist bei *L. Bg*[1] nur in seiner fibrösen Ausstrahlung getroffen, welche die circumscripten, aus dichtem, kernreichem Bindegewebe bestehenden Stützelemente der Rima glottidis erreicht (††, *R*). Die Rima erweitert sich lateralwärts in 2 Schenkel, und ihre dorsale Wand, welche in das Lumen bauchig vorspringt, wird von demselben dicht verfilzten Bindegewebe (†) gebildet, welches auch den oben genannten Stützelementen zu Grunde liegt. Hier wie dort finden sich auch in allen Richtungen verlaufende zahlreiche elastische Elemente beigemischt, und da das betreffende Gewebe auch die seitlichen Partien des Lumens umgreift und allerorts mit der Schleimhaut (*Muc*) in directe Berührung gelangt, so erhält die laryngeale Wand eine sehr feste, derbe und zugleich elastische Beschaffenheit. Von faser- oder hyalinknorpligen Elementen ist, was ich gleich hier bemerken will, im ganzen Kehlkopf von *Lepidosteus* nichts nachzuweisen.

Da und dort wollte es mir scheinen, dass die Schleimhaut des Cavum laryngis von Flimmerepithel ausgekleidet sei, allein der Erhaltungszustand des Präparats war, wenn auch im Allgemeinen ein guter, so doch nicht derart, um dies sicher feststellen zu können.

Weiter caudalwärts nehmen die Stützelemente sowohl an Höhe als an Dicke zu, und die dorsale Wand baucht sich noch weiter vor. Der Dilatator tritt jetzt fleischig dicht an die Stützelemente heran, welch letztere aber nach wie vor noch einheitliche, compacte Massen darstellen.

Noch weiter caudalwärts begegnet man nun ganz andern Verhältnissen (Fig. 7). Das Kehlkopflumen ist jetzt T förmig geworden und läuft bei *R*[1], *R*[1] in 2 Querschenkel aus, die sich (Fig. 8) immer mehr unter einen rechten Winkel zu der sagittalen Rima (*R*) stellen. Die seitlichen Stützelemente, welche man auf Fig. 6 noch als scharf umschriebene Massen (††) im umgebenden, lockern Bindegewebe (*L. Bg*) unterscheiden konnte, sind in dieser ihrer circumscripten Form verschwunden, und das dieselben charakterisirende verfilzte Faserwerk erfüllt jetzt den ganzen Zwischenraum zwischen der reichlich gefalteten Schleimhaut (Fig. 7, 8, *Muc*, *Muc*[1]) und dem Constrictor (*Co*).

Zugleich wird das Faserwerk von den verschiedenen Schichten des Dilatators überall zersprengt, durchbrochen und schliesslich auch von seiner ventralen Seite her umgriffen (Fig. 8, bei *D*). Wir befinden uns somit hier bereits im hintern Bereich der Glottis, genau

vor jener Stelle, welche ich auf Fig. 3 und 4 mit *D* bezeichnet habe. Auf Fig. 7 bei *D. p* liegen die Dilatatorfasern radiär zur Glottis, während sie lateralwärts, wo sie, wie dies aus Fig. 3 (medianwärts von der Furche *F, F*) ersichtlich ist, einen longitudinalen Lauf verfolgen, rein quer getroffen sind (Fig. 8, bei *D. p*[1]). Zugleich kann man hier die schon früher erwähnte Verschmelzung mit dem Constrictor constatiren.

Im dorsalen Gebiet sind die durch eine Zwischensehne (*ZS*) verbundenen Mm. retractores (*Retr*) medianwärts mehr zusammengerückt, wobei sie die Aorta (*Aor*) zwischen sich fassen.

Weiter caudalwärts erheben sich die stützenden Fasermassen immer mehr in der Sagittalrichtung, so dass sie schliesslich um das Zwei- und Dreifache gegen früher an Höhe gewinnen (Fig. 9). Wir befinden uns nun hier schon am Ende der freien Glottismündung (*R*[3]), welche unter starker Faltenbildung der sehr verdickten Mucosa oris (*Muc*) durch den Muskel *D* (Fig. 3, 4, 9) vom Cavum laryngis (*Cav. lar*) abgesperrt wird. Die immer mehr sich erhebenden Stützelemente stellen jetzt auf dem Querschnitt einen bilateralsymmetrisch angeordneten Dreikant dar, was aber aus Fig. 9 nicht mehr ersichtlich ist, da auf derselben nur die unmittelbare Umgebung des Cavum laryngis dargestellt ist. Die einstrahlenden Muskeln werden immer spärlicher, so dass die Fasermassen jetzt wieder ein einheitlicheres, compacteres Aussehen gewinnen. Die einzige Ausnahme besteht nur an der Stelle, wo das Kehlkopflumen eben im Begriffe ist, sich von der freien Oberfläche abzuschnüren. Hier ist es, unter reichlicher Faltenbildung im Innern (Fig. 9 *) und offenbar unter der Muskelwirkung von *D* zu einer Art von Aufsplitterung und Maschenbildung (bei **) gekommen.

Wenden wir uns noch weiter caudalwärts, so begegnen wir vor allem einer bedeutenden Abflachung der faserigen Stützmassen, welche jetzt ungefähr die Form zweier Rechtecke mit abgerundeten Winkeln (Fig. 10, 11 bei ††) annehmen. Das Lumen des Kehlkopfes springt nicht nur dorsal (*D*), sondern auch ventral (*V*) in 2 Schenkel aus, und auf Fig. 10 ist bereits auch der Schwimmblasenblindsack der einen Seite (*BS*) (vgl. auch Fig. 4, *BS*) angeschnitten. Dorsal- und ventralwärts (* *Co. dors* und ** *Co. vent*) verlaufen die seitlich in den Muskel *D. p* übergehenden Constrictorfasern, von welchen, wie die Fig. 10 zeigt, die ventralen zum grossen Theil auch aus den fibrösen Stützelementen entspringen.

Alles dieses verhält sich auf Fig. 11 und 12 principiell gleich, allein wir befinden uns hier bereits im Cavum vesicae natatoriae, welches die faserigen Stützelemente rings umgiebt und sich bei BS^1 in die Blindsäcke fortsetzt (*Cav. SB*).

2. *Amia calva.*

(Fig. 13.)

G. B. Wilder kommt in der früher schon citirten Arbeit auch auf *Amia* zu sprechen und stellt hinsichtlich der Luftabgabe und -aufnahme hier dasselbe Verhalten fest, wie dies für *Lepidosteus* bereits geschildert wurde. Er bemerkt:

Hält man ein zahmgemachtes und an die Berührung der Hand gewöhntes Exemplar von *Amia* längere Zeit gewaltsam unter Wasser, so wird ihm unbehaglich; es giebt Luftblasen ab, bewegt sich immer ungestümer hin und her und sucht zu entwischen, schlägt mit dem Schwanz, windet und dreht sich, bis es endlich freigelassen wird. Sobald dies der Fall ist, steigt der Fisch pfeilschnell an die Oberfläche des Wassers, nicht etwa um hier wieder Luft abzugeben, sondern vielmehr, um eine grosse Quantität davon zu schlucken. Dann lässt er sich beruhigt wieder auf den Grund sinken.

Bei verdorbenem oder lange nicht gewechseltem Wasser findet das Luftholen bei *Lepidosteus* und *Amia* häufiger statt. Aus dem Wasser genommen, dauern beide Fische viel länger aus als *Acipenser* und *Polyodon*.

Auch Bashford Dean (3) theilt nach zuverlässigen Berichten verschiedener Autoren und auch nach eignen Erfahrungen mit, dass *Amia calva* ausserordentlich zählebig sei, so dass dieser Fisch in einem Bottich ohne Wasserwechsel den ganzen Sommer ausdauern und ebenso hunderte von Meilen verschickt werden könne. Amia bevorzuge trübes schlammiges Wasser und erhebe sich oft springend über dessen Oberfläche. Alles dies weist auf die hohe Bedeutung der Luftathmung hin.

Phelps Allis (25) hat bekanntlich im Jahr 1897 eine ausgezeichnete Monographie über die Kopfmuskeln und -nerven von *Amia calva* veröffentlicht, hat dabei aber die Kehlkopfverhältnisse nicht berücksichtigt und nur vorübergehend auf einige der betr. Muskeln Bezug genommen.

Ausser diesen geringen Daten ist mir aus der Literatur über die einschlägigen Verhältnisse von *Amia* nichts bekannt geworden, und ich wende mich deshalb gleich zu meinen eignen Untersuchungen.

Hinsichtlich der Präparation verfolgte ich ganz dasselbe Verfahren, wie ich es von *Lepidosteus* bereits geschildert habe. Hier wie dort liegt der Eingang zur Schwimmblase, bezw. Lunge bekanntlich dorsal, genau in der Medianlinie, allein er erscheint bei *Amia* viel weiter caudalwärts gerückt als bei *Lepidosteus*, was aus einem Vergleich der Figg. 1 und 13 (bei *G*) ersichtlich ist. Während er nämlich bei dem letztgenannten Fisch noch ein weniges von hinten her zwischen die beiden Pharyngealplatten hineinragt, begegnet man ihm bei *Amia* überhaupt nicht mehr im Bereich des eigentlichen Gaumens, sondern erst weiter hinten, im Pharynxgebiet. Auf Grund dieses offenbar im Laufe der Phylogenese erfolgten Rückzuges aus der branchialen Region werden auch von vorn herein schon andre, resp. modificirte Muskelverhältnisse *Lepidosteus* gegenüber zu erwarten sein, eine Voraussetzung, die sich denn auch, wie ich bald zeigen werde, bis zu einem gewissen Grade wenigstens bestätigt.

Vom caudalen Ende der Zwischenzone der beiden Pharyngealplatten geht eine Furche (*F*) aus, in deren Grund sich die Schleimhaut in zahlreichen Längsfalten erhebt. Diese sowie die Furche selbst leiten in die Glottis hinein, welche erst 2 cm[1]) hinter dem vordern Furchenende beginnt, 5—6 mm lang und von lippenartigen Erhebungen der Mucosa begrenzt ist. Zieht man die Ränder der Oeffnung etwas aus einander, so sieht man, dass die glatten Seitenwände senkrecht in die Höhlung abstürzen.

Neu für *Amia* war mir eine vom Intervall zwischen den Pharyngealplatten ausgehende, lateral- und rückwärts sich erstreckende, bis zu 4 mm sich erhebende und, ähnlich wie ein Hahnenkamm, ausgezackte Schleimhautfalte (*Fa*, *Fa*). Bei *Lepidosteus* bin ich einer solchen Falte nicht begegnet, und ich habe mich vergeblich bemüht, über ihre Bedeutung ins Klare zu kommen. Würde sie im Innern Muskeln enthalten, so wäre der Gedanke nahe liegend, dass sie das eigentliche Cavum pharyngis von der Mundhöhle temporär abschliessen könnte, denn ihr schräger Verlauf entspricht genau der betreffenden Grenze zwischen den beiden Cavitäten. Auf eine solche Abgrenzung weist auch der verschiedene Schleimhautcharakter in beiden Gebieten hin, in so fern die dicke Mundschleimhaut oralwärts von der schräg verlaufenden Falte in unzähligen, zart gekräuselten Falten sich er-

1) Das betr. Exemplar war, wie ich wohl annehmen darf, nahezu ausgewachsen, denn der Kopflängsdurchmesser betrug von der Schwanzspitze bis zum caudalen Rand der Pharyngealplatten 11 cm.

hebt, während die zarte Mucosa pharyngis verhältnissmässig nur wenige und sehr niedere Falten aufzuweisen hat (Fig. 13). Immerhin aber wäre es ja möglich, dass, wenn der Laryngealapparat unter dem Einfluss des später zu schildernden Constrictors in ventraler Richtung gesenkt werden könnte, die Falte als Hülfsmittel zu jenem oben angedeuteten Abschluss secundär mit in Betracht käme.

a) M. dilatator.
(Fig. 14, *Dil*, *Dil*[1].)

Entfernt man die Schleimhaut vom Gaumen- und Pharynxdach, so wird man einen starken, bilateral symmetrisch angeordneten Muskel gewahr, welcher am caudalen Rand und auf der dorsalen Fläche der Pharyngealplatten entspringt und mit dem Haupttheil seiner Fasern schräg gegen die Seitenränder der Glottis hin verläuft, allwo er sich inserirt (Fig. 14, *Dil*, *G* und Fig. 16—19, *Dil*). Eine weiter lateralwärts ziehende, zartere Portion jenes Muskels (*Dil*[1]) strahlt zum grössten Theil in die Submucosa aus und wird von dem M. constrictor (*Co*) durchschossen. Es bedarf wohl nicht erst eines besondern Hinweises darauf, dass der genannte Muskel, welcher, seiner Verlaufsrichtung entsprechend, eben so gut als Protractor laryngis bezeichnet werden darf, dem hintern Dilatator (Fig. 3, *D*, *p*) von *Lepidosteus* entspricht, allein während er bei *Lepidosteus* fast in seiner ganzen Ausdehnung Beziehungen zum Larynx gewinnt, beziehungsweise von beiden Seiten her im Glottisgebiet medianwärts zusammenschliesst, bleibt bei *Amia* ein grosses, spitzbogiges Mittelfeld (†) zwischen den beiden Muskelhälften frei, welches von einer fibrösen Haut überspannt wird. Diese feste und starke Membran verdickt sich in der Medianlinie kielartig und springt hier ventralwärts vor. Im hintersten, caudalen Winkel des spitzbogigen Ausschnitts wird der Kiel höher (Fig. 16, ††) und spaltet sich mit dem Beginn der Glottis (bei R) in ganz ähnliche derbe und compacte laryngeale Stützelemente, wie ich sie von *Lepidosteus* geschildert habe. Alles dies ersieht man sehr deutlich aus Fig. 17—19 bei †† und bemerkt, wie sich die oben erwähnte fibröse Haut (*Memb*) von den laryngealen Stützelementen aus zwischen den Dilatator und den Constrictor (*Dil*, *Co*) lateralwärts einschiebt. Sie erscheint somit gleichsam als breite, flächenhaft sich entfaltende Zwischensehne, mit welcher die beiden Muskeln aufs engste verbunden sind, während ihre mediale Zone sich zu den Stützelementen

des Kehlkopfes verdickt. Beide Zonen bilden also eine organische Einheit und stimmen, aus dicht verfilztem, kernreichem Bindegewebe bestehend, mit den betreffenden Gebilden bei *Lepidosteus* in gewebliche Beziehung vollkommen überein.

In der früher schon von mir (l. c.) veröffentlichten Notiz sprach ich von hyalinknorpligen Elementen, die sich bei *Amia* finden sollten, allein letztere existiren nicht, und die betreffende Angabe beruhte, wie ich nachträglich erkenne, auf einem Irrthum, den ich hiermit richtig stelle. Es kommt also hier so wenig wie bei *Lepidosteus* im Bereich des Kehlkopfes zur Entwicklung von faser- oder hyalinknorpligen Bildungen, und die Abweichung im Verhalten der laryngealen Stützelemente beider Fische beruht im Wesentlichen nur auf graduellen Unterschieden, die allerdings sehr beträchtlich sind. Eine weitere Differenz liegt in dem Umstand, dass sich das an Kernen und elastischen Fasern sehr reiche submucöse Bindegewebe des Kehlkopfes bei *Amia* auf eine gewisse Strecke hin, unmittelbar unter der Schleimhaut, zu einer dicken, aus concentrisch verlaufenden Bündeln bestehenden Binnenschicht (Fig. 19, *Conc*) organisirt, welcher die übrigen Stützelemente lateral aufgesetzt erscheinen (††). Letztere werden übrigens von einer bestimmten Zone an in ganz ähnlicher Weise unter dem Einfluss der Dilatatorfasern modificirt, wie ich dies von *Lepidosteus* beschrieben und auf den Fig. 7—12 dargestellt habe. Es besteht jedoch der Unterschied, dass die Muskelfasern die einzelnen Stücke der Stützelemente bei *Amia* nicht durchsetzen, sondern sich nur an deren Peripherie halten.

b) M. constrictor.
(Fig. 14—19, *Co*).

Um den Constrictor in seiner ganzen Ausdehnung überschauen zu können, muss man den Dilatator entfernen. Dies ist auf Fig. 15 geschehen, und zugleich habe ich daselbst die beiden Pharyngealplatten (*Phbr*) so dargestellt, als wären sie glasartig durchsichtig, so dass man in das Verhalten der Musculatur auf ihrer dorsalen Fläche einen Einblick gewinnt. Ferner ist zu bemerken, dass das Epibranchiale des 2. Kiemenbogens derart rotirt erscheint, dass seine Breitseite und dadurch die zwischen ihr, bezw. dem Schädelgrund einer- und der Pharyngealplatte sowie den weiter caudalwärts liegenden Epibranchialia andrerseits sich erstreckende Muskelgruppe zum Vorschein kommt. Von den betreffenden Muskeln kommt für

uns hier nur der Protractor (*Pro*) in Betracht, dessen Uebereinstimmung mit dem gleichnamigen Muskel von *Lepidosteus* (Fig. 3, *Pro*) auf der Hand liegt, so dass ich um so mehr auf das Vorstehende verweisen kann, als die betreffenden Verhältnisse von Phelps Allis (l. c.) bereits geschildert worden sind.

Was nun den Constrictor betrifft, so gehört er, wie schon bei *Lepidosteus* betont wurde, in das System der Mm. transversi dorsales, und zwar lässt sich an ihm, wie dies auch schon Phelps Allis (l. c.) ganz richtig angegeben hat, eine vordere (orale) und eine hintere (caudale) Portion unterscheiden (Fig. 15, *Co. p* und *Co. a*). Die caudale Portion kommt breit von der Seitenwand des Pharynx herauf, entspringt als gewaltiger Fächer auch noch vom 5. Epibranchiale und fliesst mit ihrer Hauptmasse in rein querer Richtung medianwärts mit ihrem Gegenstück zusammen. Hierbei kommt sie ventralwärts von dem Retractor (*Retr*) zu liegen. Eine kleinere Abtheilung des Muskels erreicht die Dorsalfläche der Pharyngealplatte (bei †). Genau von dieser Stelle aus entspringen transverselle Bündel, welche sich ebenfalls noch der hintern Constrictorpartie zugesellen und mit ihr zu einer Masse verschmelzen (bei *).

Die orale Constrictorabtheilung entspringt bei *Co. a*, weit lateralwärts von der dorsalen Fläche der beiden Pharyngealplatten, und fliesst zwischen denselben bei *Co. a*^{1} mit ihrem Gegenstück zusammen. Ein Theil der Fasern (*Co. a*^{2}) schlägt gegen die Mittellinie hin eine Längsrichtung ein, überkreuzt sich mit den Fasern der Gegenseite und hängt nach der Tiefe zu mit dem Retractor, welcher in dem Intervall zwischen vorderm und hinterm Constrictor eine Strecke weit frei liegt, zu einer Masse zusammen.

Auf Grund dieser Ursprungsverhältnisse liegt der Gedanke nahe, dass der vordere Constrictor von *Amia* der vordern Portion des Dilatators von *Lepidosteus* (Fig. 3, *Da*, *Da*^{1}) morphologisch gleichwerthig, physiologisch aber ungleichwerthig ist, in so fern er bei *Lepidosteus* auf Grund der verschiedenen Lageverhältnisse des Kehlkopfes ganz andere Beziehungen zu letzterm gewonnen hat als bei *Amia*.

c) M. retractor.
(Fig. 15, *Retr.*)

Der M. retractor stimmt mit dem gleichnamigen Muskel von *Lepidosteus* principiell vollkommen überein, er entspringt aber nicht

nur, wie Phelps Allis (l. c.) angegeben hat, vom 3. und 4., sondern bis zum 7. und 8. Wirbelkörper hinab, ein Verhalten, das vielleicht auf die weitere Verschiebung des Kehlkopfs in caudaler Richtung zurückzuführen ist. Dass er dem M. subspinalis anderer Fische entspricht, wurde bereits erwähnt, und was seine morphologische Bedeutung betrifft, so gehört er wohl, wie dies Phelps Allis bereits vermuthet hat, ursprünglich in das System der Mm. levatores, resp. interarcuales interni. Man kann sich ja vorstellen, dass diese Muskeln, nach Schwund hinterer Kiemenbogen, bezw. von Pharyngobranchialia derselben, Anheftungen an der Wirbelsäule gewonnen haben.

Was ich bei *Lepidosteus* von den Lagebeziehungen des Retractors zur Aorta, resp. Aortenscheide mitgetheilt habe, gilt genau ebenso für *Amia* (Fig. 5, 15, *Aor*, *Aor. Sch*), und auch über die Innervation durch den Vagus habe ich nichts weiteres hinzuzufügen.

3. *Polypterus bichir.*[1])

Ebenso spärlich wie über die betr. Verhältnisse bei den Ganoiden lauten die Literaturangaben über *Polypterus*, und ausser den mehr als skizzenhaften Berichten von J. Müller (19 und 20) und H. B. Pollard (26) habe ich überhaupt keine Vorarbeiten aufzufinden vermocht. Der erstgenannte Autor (20) erwähnt die ventrale Oeffnung des Ductus pneumaticus und bildet sie auf tab. 4 zusammt der Schwimmblase ab. Die betreffenden Muskeln sind angedeutet, die Zeichnung entspricht aber keineswegs den natürlichen Verhältnissen, und im Text werden die Muskeln überhaupt nicht erwähnt, dagegen begegnet man an anderer Stelle (20) der Bemerkung, dass die Luft der Schwimmblase von *Polypterus* „durch den Sphincter am Entweichen gehindert“ werde.

Auf dem Mundhöhlenboden (Fig. 20, *MB*) erkennt man ein von dem letzten (4.) Kiemenbogenpaar umrahmtes dreieckiges Feld, welches durch eine Querfalte (***) von dem durch tief einschneidende Längsfalten charakterisirten Pharynxgebiet (*Ph. ventr.*) zum Theil abgegrenzt wird. Wenige Millimeter hinter einer Transversellen, die man sich durch die hintern Enden der Zahnplatten (*Z. Pl*) gezogen denken kann, liegt medianwärts die Rima glottidis (Ein-

1) Ich verdanke das untersuchte Material den Herren Jentink in Leyden und Steindachner in Wien.

gang zur Lunge[1]) *R*). Dieselbe liegt also, was längst bekannt ist, bei *Polypterus* ventral und steht dadurch in bemerkenswerthem Gegensatz zu dem oben geschilderten Verhalten von *Lepidosteus* und *Amia*.

a) M. constrictor pharyngis, bezw. M. adductor arcuum branch. 4 und M. dilatator laryngis.

Hebt man die Schleimhaut ab, so sieht man, dass der Mundhöhlen-Schlundkopfboden zunächst von einem grossen, einheitlichen Muskelstratum eingenommen wird, dessen Faserverlauf im vorder Bezirk ein fast querer ist, während er weiter caudalwärts eine schrägere Richtung einschlägt.

Dieses ganze Muskelfeld stellt nichts anderes dar als eine Portion des allgemeinen Schlundkopfschnürers, des Constrictor pharyngis, der aber in diesem seinem ventralen Verlauf eine zweifach verschiedene physiologische Function gewinnt.

Seine vordere Abtheilung, in welche der letzte Levator arcuum branchialium (*Lev. arc. br*) mit der grössern Masse seiner Fasern und unter Erzeugung einer sehnigen Naht (bei *Sp.*) übergeht, erstreckt sich zwischen einer medianwärts angeordneten zungenförmigen Sehnenplatte (*Z*), die sich caudalwärts in eine schmale Raphe (*Sh*) fortsetzt und den beiderseitigen letzten Kiemenbogen (4.), die je einem 4. Pharyngobranchiale entsprechen (*Co. Add.*[2])

Die caudale Portion (*Co. Dil*) strahlt medianwärts in den Lippen der Rima glottidis aus (*Lab. R*), verflicht sich daselbst mit dem Sphincter glottidis (Fig. 22, *Sph. gl*), geht aber auch mit zahlreichen Fasern in das fibröse Gewebe (†) der Glottis direct über. Zahlreiche andere fibröse Ausstrahlungen erfolgen in der Submucosa (bei **).

Es liegt auf der Hand, dass das vordere Muskelgebiet mit seiner intermediären Sehne als ein Adductor des 4. Kiemenbogenpaars, das hintere aber als Dilatator der Rima glottidis zu betrachten ist. Ich werde später Gelegenheit haben, auf die funda-

1) Ich werde von nun an nicht mehr den Namen „Schwimmblase", sondern Lunge gebrauchen.

2) Die zungenförmige Sehnenplatte (*Z*) entspringt oralwärts vom Basibranchiale (*B. br*) und liegt also in der Axenverlängerung der Copularia des Branchialapparats, d. h. an der Stelle, wo vor der Reduction des Visceralskelets einst noch knorplige oder knöcherne Elemente existirten. Vgl. den Passus über die Dipnoer.

mentale Bedeutung der morphologischen und physiologischen Verhältnisse jenes Muskels noch einzugehen und dabei der Befunde meines einstigen, leider so früh der Wissenschaft entrissenen Schülers H. B. Pollard zu gedenken.

b) Muskeln im Bereich der Rima glottidis und der Schwimmblase (Lunge).

(Fig. 23.)

Schneidet man von dem oben betrachteten Constrictor ein grosses Stück aus, derart, dass nur seine vordere, den Herzbeutel deckende (*Co. Add*) und ein kleiner Theil seiner hintern Portion (*Co. Dil*) stehen bleibt, so erblickt man das orale Ende der Lunge (*L*), welches in Form zweier Blindsäcke (*BS*) in das vorderste Ende des Cöloms (*Coel*) einragt.[1]) Die beiden Blindsäcke sind mit dem ventralen Cölomboden auf eine kleine Strecke ausserordentlich fest verlöthet, bald aber werden sie frei und kommen sofort wieder in nahe Lagebeziehungen zur Leber, mit welcher sie im Bereich der Vena hepatica durch straffes fibröses Gewebe verbunden sind.

Von der medianen, zwischen den beiden Lungenblindsäcken liegenden Einbuchtung erstreckt sich ein aus dicht verfilztem Bindegewebe bestehendes pflock- oder keilartiges Gebilde oralwärts gegen den Dilatator (Fig. 23. bei †), wodurch die Lunge eine weitere, sehr solide Befestigung erfährt. Jener Keil ist sehr dick, bringt aber, da er den ventralen Boden nicht ganz erreicht, das vordere Cölomende doch nicht zu vollständiger Abkammerung. Beide Hälften stehen vielmehr in der Richtung des eingezeichneten Pfeiles mit einander in Verbindung.

Die Wand der Lunge ist von einer dicken, aus quergestreiften Elementen bestehenden Muskelschicht überzogen, welche in die Fasermassen des Sphincter glottidis (*Sph. gl*) direct übergeht. Beide bilden eine einheitliche, untrennbare Masse, und da der Sphincter glottidis zugleich der Stelle entspricht, von wo aus die Lunge aus dem pharyngealen Mutterboden heraus ihre Entwicklung erfahren hat, so darf man zweifelsohne jenen Muskel als das Primäre und die Lungenmusculatur als das Secundäre bezeichnen. Mit andern Worten: Aus der ursprünglichen Pharynxmusculatur

1) Das kuppelartige, die Lungenblindsäcke formell repetirende Ende des Cöloms ist von einer derben, fibrösen Haut ausgekleidet, die zugleich die caudale Wand des Herzbeutels repräsentirt.

differenzirte sich neben dem Dilatator zunächst der Sphincter und dieser verbreitete sich dann, auswachsend, über die ganze Lunge, woselbst er sich in verschiedene Schichten weiter differenzirte. Die oberflächlichen verlaufen auf der dorsalen Lungenfläche in schräger Richtung (*M. M*) gegen eine sehnige Naht (S^2 S^3) hin, welche in oro-caudaler Richtung angeordnet, bei dem Punkte * eine kurze Unterbrechung [1]) erfährt, um sich dann, zarter geworden, (bei S^1) kopfwärts wieder fortzusetzen.

Auf Querschnitten (Fig. 22) erkennt man, dass einwärts von der auf Fig. 23 und 24 dargestellten äussern Muskelschicht (*MM*) noch eine innere zweite Muskellage (M^1 M^1) existirt, welche unmittelbar an die Schleimhaut (*Muc*^{2}) grenzt. Sie ist auch auf Fig. 24, wo die Glottis durchgespalten ist, sichtbar, und man sieht sie hier ventralwärts durch die Mucosa hindurchschimmern. Bei †† wird die von zahlreichen feinen Oeffnungen durchsetzte, an das Maschenwerk eines Badeschwammes erinnernde Binnenwand der Rima glottidis sichtbar, deren Ränder lateralwärts umgelegt sind. Bei *Bl.* S^1, *Bl.* S^1 erscheinen die von einem fein gefältelten Schleimhautwulst umgebenen Eingänge in die Lungenblindsäcke. Ihre Lage ist eine asymmetrische, und zwischen ihnen liegt ein Schleimhautwulst, der sich caudalwärts allmählich abflacht.

Bevor ich mich zu der Schilderung der Nerven und Gefässe wende, möchte ich noch einmal auf den Sphincter glottidis verweisen, welcher auf Fig. 23 dargestellt ist. Dass derselbe in die Muskellagen der Lunge direct übergeht (bei **), habe ich bereits erwähnt, und man ersieht dies auch aufs Deutlichste aus dem Querschnitt (Fig. 22), ich möchte aber noch betonen, dass seine Fasern oral- und caudalwärts (*Sp*, *Sp*^{1}) in der Längsrichtung von einem kräftigen Septum durchsetzt werden, in welches auch die Dilatatorfasern namentlich an der Stelle einstrahlen, wo der bindegewebige Keil † oralwärts abgeht. Dadurch wird dieser Punkt noch mehr gefestigt.

Den directen Uebergang der Sphincterfasern in die Lungenmusculatur kann man übrigens nicht allein an den bereits näher bezeichneten Stellen, sondern auch dadurch constatiren, dass man beide Sphincterhälften stark nach der Medianlinie zieht und so die Furche *F* zum Verstreichen bringt. Hier an dieser Stelle findet nun der Uebergang der Fasern in der ganzen Längenausdehnung des Sphincters statt.

1) Hier kommt es zu einer Art von Wirbelbildung der Muskelfasern.

Nerven und Gefässe.
(Fig. 25).

Schneidet man den Constrictor lateral von der Rima gl. in der Längsrichtung durch, so erscheint ein starker Vagusast (*Vg*^{1}), welcher sich in Begleitung eines schwächern Zweiges (†) in schrägem Lauf zur Lunge (*L*) median- und caudalwärts wendet. Beide Nerven lösen sich ihrer Hauptmasse nach im vordern Lungenbereich in ein reiches Geflecht auf, und nur ein stärkerer Zweig zieht in der Längsrichtung weiter caudalwärts (**).

Vergleicht man alles dieses mit dem Verlauf und den topographischen Verhältnissen der Vagusverzweigungen bei *Lepidosteus* (Fig. 3, *Vag*), so ist man geradezu überrascht, einer fast bis aufs Einzelne sich erstreckenden Uebereinstimmung zu begegnen, eine Thatsache, die, wie später gezeigt werden soll, von weit tragender Bedeutung ist.

Abgesehen von zahlreichen in die Lungenwand eindringenden Nervenzweigen, gehen viele andre (*a*, *a*) zu den Mm. levatores arc. branch. sowie zum ventralen Gebiet des Constrictors (*b*), in den sie von der ventralen Seite her eindringen. Diese Zweige machen nahe ihrem Ursprung vom pulmonalen Hauptstamm eine bogige Anastomose (*c*), und diese hängt wieder mit einem stärkern Ast (*d*) zusammen, aus welchem unter andern, zur Lungenwand verlaufenden Zweigen, ein stärkeres Nervenbündel (*Rec*) oralwärts zieht, um sich in die die Rima glottidis umschliessende Musculatur einzusenken. Ich betrachte diesen Nerven als einen Recurrens, d. h. als jenen branchialen Vagusast, welcher ursprünglich als Ramus posttrematicus dem 7. Visceral- (5. Kiemen-) Bogen zugehört und der seine Lage caudal vom 6. Arterienbogen (Pulmonalbogen) hat.

Diese ganze complicirte Nervenverzweigung des pulmonalen Vagusastes ist nur deutlich zu übersehen, wenn man die denselben zum Theil verdeckende Arteria pulmonalis resecirt, wie dies auf dem Präparat geschehen ist, welches der Fig. 25 zu Grunde liegt. Man ersieht daraus, wie sich die aus der letzten Kiemenvene entspringende Lungenarterie zwischen Constrictor und dorsale Lungenwand einschiebt, um endlich letztere bei *Ap*^{2} zu durchbohren. Von hier an liegt sie der Innenfläche der Lunge aufs Engste an und folgt weiterhin in ihrem Lauf den früher schon erwähnten bindegewebigen Septa (Fig. 23, S^1—S^3).

Von dem Hauptstamm der A. pulmonalis entspringt ein starker Nebenzweig (Fig. 25, bei *), der in seinem nach vorn und medianwärts gerichteten Lauf Anfangs noch im Bereich [1]) der dorsalen Lungenwand getroffen wird, später aber sich ventralwärts wendet, den Eingang (Fig. 24, *BS*) zu den Lungenblindsäcken bogig umgreift und endlich in die den eigentlichen Sinus venosus repräsentirende Vena hepatica an der Stelle einmündet, wo sich, wie dies bereits J. Müller (l. c.) bekannt war, auch die zu einem Stamme zusammen fliessenden Venae pulmonales darein ergiessen.

Da das betreffende Präparat sich für eine Injection der Gefässe nicht eignete, so musste ich auf die Feststellung der oben geschilderten Verhältnisse die grösste Mühe verwenden. Dass es mir aber trotzdem gelungen ist, zu einer sichern Erkenntniss zu gelangen, beweisen die Befunde von J. E. V. Boas (7) und C. Röse (27), welche mit meinen eignen in den wesentlichsten Punkten übereinstimmen.

Wenn auch bei *Amia* die Lungenarterien in enge Lagebeziehungen zu den einen ähnlichen Lauf verfolgenden Lungenvenen an der ventralen Seite der Schwimmblase treten, so stimmen die Verhältnisse doch principiell mit denjenigen von *Polypterus*, den Dipnoern und den Amphibien in so fern überein, als die Lungenarterien bei all den genannten aus der hintersten Kiemenvene entspringen.

Im Gegensatz dazu steht nun *Lepidosteus*, bei welchem, wie bereits erwähnt, kein Lungengefäss aus dem 4. Gefässbogen entspringt und die Lunge durch eine grosse Anzahl kleiner Arterien von der Aorta selbst versorgt wird (Boas, l. c.).[2])

Die Lungenvenen von *Amia* und *Polypterus* münden zwar noch in die Körpervenen, jedoch erst, nachdem sie sich zu einem gemeinsamen Stamm vereinigt haben.

Bei den Dipnoern erscheint dann noch ein weiterer Fortschritt dadurch angebahnt, dass die Lungenvene direct in den

1) An dieser Stelle entspringt noch ein Seitenzweig, der seinen Lauf oralwärts bis zur Spitze des Lungenblindsackes nimmt.

2) Joh. Müller (l. c.) bemerkt: „Es fehlt daher, damit die lungenartige Schwimmblase des *Polypterus* Lunge werde, nichts als dass das Capillarnetz des 4. Kiemenbogens eingehe und die Stämme der Kiemengefässe in einen Aortenbogen verwandelt werden, wie es bei *Monopterus* wirklich geschieht, dann hätte *Polypterus* eine Lunge, und dieser Schritt ist bei *Lepidosiren* geschehen."

Vorhof mündet. C. Röse (l. c.) hat dies bereits ganz richtig erkannt und fügt noch bei: „Das Zustandekommen dieser Neuerung ist gar nicht schwer zu erklären. Wir brauchen uns nur bei *Polypterus* den Lungenvenenstamm etwas verlängert zu denken und dorsal von der Lebervene verlaufend, so wird er dann nicht mehr in den Sinus der Lebervene, sondern direct ins Herz münden, wie dies thatsächlich bei den Dipnoern der Fall ist. Zugleich mit dieser directen Einmündung der Lungenvene ins Atrium tritt nun eine weitere Neuerung auf, nämlich die erste Anlage eines Septum atriorum" ect.

4. Knorpelganoiden.

Bei *Acipenser* und *Spatularia* erscheint bekanntlich der schlitzartige Eingang zu der, dem Darmrohr fast unmittelbar, d. h. ohne Vermittlung eines eigentlichen Ductus pneumaticus, aufsitzenden Schwimmblase weit nach hinten gegen den Magen gerückt, und schon durch diese seine offenbar erst secundär erworbenen Lageverhältnisse ist er der branchialen Musculatur entfremdet worden. Eine Beiziehung der letztern, bezw. eine Modification derselben zu solchen complicirten Einrichtungen, wie wir sie bei den Knochenganoiden kennen gelernt haben, ist also hier a priori auszuschliessen. Offenbar ist die Schwimmblase der Sturionen mit andern, ungleich einfachern physiologischen Aufgaben betraut, welche kehlkopfartige Bildungen an der Verbindungsstelle mit dem Darmrohr als unnöthig, resp. als unmöglich erscheinen lassen.

5. *Protopterus annectens.*

(Fig. 26—35.)

Der erste, welcher des Lungeneinganges Erwähnung thut, ist R. Owen. Er spricht (21) von einer Knorpelplatte, die er für „a rudimental thyroid" erklärt und deren physiologische Bedeutung er darin erblickt, das Schlundlumen nach vorn von der Glottis zu stützen und offen zu halten.

Damit ist, ganz abgesehen von der falschen Deutung jener „Knorpelplatte", natürlich nichts gesagt, und ich hatte allen Grund, bei der Vorbereitung meines Lehrbuches der vergl. Anatomie (1882) selbst Hand anzulegen und mich am Präparat über den Sachverhalt zu belehren. Leider aber war das betreffende Exemplar, welches mir damals zur Verfügung stand, nur sehr schlecht erhalten, so dass ich keineswegs über alles den wünschenswerthen Aufschluss erhalten

konnte und meine Schilderung, wie ich jetzt erkenne, dem wirklichen Verhalten nicht in allen Punkten entsprach. Gleichwohl ist es vielleicht nicht ohne Interesse, dieselbe hier wörtlich folgen zu lassen:

„Ganz ähnlich wie der Eingang in die Schwimmblase der Fische gestaltet sich der Eingang zu den Lungen bei *Protopterus*. Wie bei *Polypterus* liegt er rein ventral in der Medianlinie, hinter der letzten Kiemenspalte und stellt einen kurzen, von einer ringförmigen Falte (fig. 484, *F*) umgebenen Längsschlitz (*LJ*) dar. Nach vorn von ihm liegt eine aus zellenreichem Faserknorpel bestehende weisse, zungenförmige Platte, die schwach ins Rachenlumen hineinspringt und mit ihrem hintern, ausgeschnittenen Rand den obgenannten Längsschlitz umfasst (fig 483. *FK*). Seitlich von letzterm, d. h. in den ihn begrenzenden Falten, findet sich keine Spur von Knorpel, so dass also dem *Protopterus* ein tracheales oder gar laryngeales Knorpelgerüste gänzlich abgeht. Jener zungenförmige Faserknorpel ist mit einem solchen nicht zu parallelisiren, denn er erscheint als aus der aponeurotischen Ausstrahlung eines mächtigen Dilatators hervorgegangen, dessen radiär gerichtete Fasern sich auch rings um den Längsschlitz inseriren (fig. 483, *Di*). Seine Wirkung besteht in einem Offenhalten des Längsschlitzes und in einer Glättung der ihn umgebenden Schleimhaut, so dass er von einem festen Rahmen umspannt wird. Einen Sphincter vermochte ich nicht aufzufinden.

Durch den Längsschlitz geräth man in einen kurzen, beutelartigen Raum und von diesem aus in die Lungen."

Ich hatte um so weniger Veranlassung, auf das Thema noch einmal zurückzukommen, als 10 Jahre später mein Freund und früherer Schüler W. N. Parker (23) in seinem grossen Werk über *Protopterus* auch die Gegend des Lungeneinganges in den Kreis seiner Studien zog. Seine Schilderung ist im Grossen und Ganzen eine zutreffende, wenn auch keine erschöpfende. Letzteres gilt namentlich für die Musculatur und die feinern histologischen Details, wie z. B. hinsichtlich des speciellern Verhaltens der faserknorpligen Elemente. Parker sagt:

„The glottis is a slit-like aperture in the median line of the floor of the pharynx (tab. 7, Fig. 1, and tab. 14, figs. 46 and 47, *gl*), provided with muscles, which are very probably derivatives of the branchial series. Its walls are strengthened by a fibro-cartilage, [1])

1) This has been compared by Howes to an epiglottis (On a hitherto Unrecognised Feature in the Larynx of the Anurous Amphibia, in: Proc. zool. Soc. 1887, p. 491).

which lies directly beneath the epithelium, and extends forwards some distance anterior to the glottis (vide also tab. 10, fig. 20, *gl. c*), which opens into a vestibule (*vb*) lined by an epithelium similar to that of the pharynx, its walls not being strengthened by any skeletal structures. The vestibule passes to the right side of the oesophagus so as to open dorsally to the latter into the unpaired anterior end of the lung (*lg*). It will thus be seen that the vestibule more nearly resembles the ‚pneumatic duct' of Ganoids than the more highly differentiated laryngo-tracheal chamber of Amphibians, the supporting cartilages in which doubtless arose in connection with the development of vocal cords, which are absent in Protopterus."

Weiter hin macht dann Parker auf die Kreuzung der Rami pulmonales des N. vagus an der Lungenwurzel aufmerksam. Der linke Nerv versorgt die rechte, der rechte Nerv die linke Lunge, und ebenso verhält es sich mit der Arteria pulmonalis, eine Darstellung, welche mit derjenigen von C. Röse (l. c.) nicht ganz übereinstimmt.

Was die Lage der Glottis betrifft, so war sie bei allen von Parker untersuchten Exemplaren eine genau mediane, und meine eignen Erfahrungen bestätigen dies. Nach andern Autoren (z. B. Hyrtl) würde die Glottis mehr nach der rechten Seite zu liegen, und darauf weisen auch die Abbildungen von Bischoff und Owen hin. Aehnlich scheint es sich bei *Ceratodus* zu verhalten. Auf Grund dessen sieht man sich zu der Annahme genöthigt, dass es sich in der Reihe der Dipnoer bezüglich der topographischen Verhältnisse der Glottis um Schwankungen handelt, und dies ist hinsichtlich des Versuches einer Parallelisirung mit dem Ductus pneumaticus der Fische nicht ohne Bedeutung. Parker sagt deshalb: „and it seems to me that this difference in position does not furnish any sound argument against the supposed homology of the air-bladder and lungs . . . it seems to me, therefore, that the air-bladder of fishes and the lungs of Dipnoans and higher Vertebrates are homologous structures, in so far as they both arise as a diverticulum from the pharynx, which may take on a purely hydrostatic function, or which may become more or less important in respiration, and finally may take on this function exclusively".

Ich wende mich nun zu den Ergebnissen meiner wiederholten eignen Untersuchungen.

Nach Entfernung der Mundschleimhaut erscheinen ventralwärts zwei kräftige Muskeln mit verschiedener Faserrichtung (*Co* und *Dil*).

Das Mittelfeld wird von der Rima glottidis (*R*) eingenommen, und in unmittelbarem Anschluss an dieselbe trifft man die oben schon erwähnte zungenförmige, weisse Platte *FP*. Diese wird nach vorn zu durch ein Septum (*Zw. S*) fortgesetzt, welches der hier freiliegenden Strecke einer auf den ganzen Constrictor sich erstreckenden medianen Zwischensehne entspricht (vgl. Fig. 27—34 bei *Zw. S*). Dieses sehnige Gewebe setzt sich übrigens bei *SP* auch noch weiter nach vorn zu unter der Mucosa oris fort, verbreitert sich daselbst zu einer ansehnlichen Platte und liegt genau an der Stelle, wo die Copularia des Branchialskelets zu erwarten sein würden, falls solche bei *Protopterus* existirten.

Bei *IV* und *V* liegen der resecirte 4. und 5. Kiemenbogen und bei *KR* ein Stück der sogenannten Kopfrippe, von welcher gewaltige Muskelmassen (*M. M*) entspringen, welche auch auf Fig. 27 und von *Lepidosiren paradoxa* auf Fig. 35 bei *M. M* dargestellt sind.[1])

a) M. constrictor pharyngis et laryngis.

Der kräftig entwickelte Schnürmuskel des Kopfdarmes entspringt mit seiner vordern, am meisten oralwärts liegenden Portion von der Schädelbasis und der Kopfrippe (Fig. 28 *Co* bei *Bas. cran. Kr* und für *Lepidosiren* Fig. 35 *Co*).

Beide Seitenhälften stossen dabei medianwärts in einer ausserordentlich starken fibrösen Zwischensehne (†) ventral von der Aorta (*Aor*) zusammen, umgreifen letztere auch von der Seite und ziehen dann lateral-dorsalwärts, so dass sie zwischen Basis cranii und Kopfrippe einer- und Nebenniere[2]), resp. Vena cardinalis andrerseits zu liegen kommen (Fig. 28, *NN, Cv*).

Die Aorta ist von einer ungemein festen Bindegewebsscheide

1) Die Kopfrippe und ihre gewaltige Musculatur bringt Parker zu dem Athmungsmechanismus in Beziehung. Die für die Bewegung der Kopfrippe bestimmten Muskeln sollen in alternirender Weise eine Compression und Dilatation des Pharynx und dadurch eine Zufuhr und Entleerung von Luft im Bereich der Glottis bewirken. Parker hält jedoch eine genauere Untersuchung hierüber für angezeigt.

Nach Hyrtl stehen die betreffenden Muskeln im Dienste des Deglutitionsgeschäftes.

2) Ich bemerke, dass die Nebenniere der Dipnoer — und zwar handelt es sich dabei um das Suprarenalorgan — hier zum ersten Mal in seinem Vorkommen und seiner Lage beschrieben und abgebildet wird.

umgeben, und diese verwächst nicht nur mit dem Constrictor, sondern fliesst auch mit der oben erwähnten Zwischensehne (†) zusammen.

Diese hinwiederum setzt sich dann ventralwärts vom Constrictor in eine dicke, derbe Sehnenhaut fort (*SH*), welche zum Theil auch die Venae cardinales einkapselt (*SH*^{1}) und diese dadurch offenbar vor der Constriction seitens des Schnürmuskels bewahrt. Ungeschützt bleibt dabei die dorsale Wand der genannten Vene, sowie das Suprarenalorgan, welches dadurch offenbar unter Einfluss des Muskels geräth. Ob es sich dabei um eine Beförderung des Secretabflusses in die Vene handelt, wage ich nicht zu entscheiden, es erscheint mir dies aber sehr wahrscheinlich, denn dass solche physiologische Beziehungen zwischen der Nebenniere und den verschiedensten Gefässen des Körpers anzunehmen sind, kann nach den schönen Untersuchungen von E. Giacomini (10—12) u. A. wohl keinem Zweifel mehr unterliegen.

Von der Gegend der Cardinalvenen an biegt die dicke Sehnenhaut lateralwärts um und setzt sich, stets dicht unter der Mucosa verlaufend, weiterhin auf die seitlichen und ventralen Partien des Kopfdarmes fort. In der Gegend der zungenartigen Platte (Fig. 26, *FR*) angelangt, verschmilzt sie mit deren Seitenrändern so innig, dass die zungenartige Platte eigentlich nur eine median-ventralwärts verdickte Zone der allgemeinen pharyngealen Sehnenhaut repräsentirt (Fig. 29—31, bei *SH*).

Auf Fig. 27, 32 und 33 reicht die Sehnenhaut nur noch bis zu dem Punkte †, und mit diesem weiter caudal liegenden Querschnitt befinden wir uns bereits im Bereich der Wirbelsäule, von welcher eben noch die Chordascheide (*Ch. Sch*) in ihrem ventralen Abschnitte dargestellt ist.

Die Sehnenhaut (*SH*) erzeugt hier (bei *SH*^{1}) zwei annähernd sagittal stehende Pfeiler, welche sich dorsalwärts mit der Chordascheide verbinden und so die Aorta (*Aor*) von der Nachbarschaft hermetisch abschliessen. Es handelt sich dabei wohl um einen perivasculären Lymphraum.

In dieser Region entspringt der Constrictor nur noch von der Chordascheide und mit einem Theil seiner Fasern vom letzten Kiemenbogen. Er schiebt sich also dorsalwärts nicht mehr zwischen Axenskelet und Nebenniere hindurch, so dass letztere von ihm in der oben angedeuteten Weise nicht mehr beeinflusst wird.

b) M. dilatator.

Aus Fig. 26 ist ersichtlich, dass dorsal von dem Constrictor (*Co*) noch ein oberflächliches Muskelstratum (*Dil*) liegt, dessen Fasern eine schräge Richtung gegen die Rima glottidis und die zungenförmige Platte einschlagen. Diese Muskelschicht ist als eine Abspaltung des Constrictors zu betrachten, welche, wie dies die Fig. 27 bei *Dil* auf das Deutlichste erkennen lässt, mit seinen am weitesten oralwärts liegenden Fasern in der Höhe der Cardinalvenen (*Co*) erfolgt. Weiter caudalwärts entspringt der Muskel immer tiefer an der lateralen Wand der Mund- resp. Pharynxhöhle herunter, und zugleich gehen seine Fasern aus der longitudinalen und schrägen Richtung immer mehr in die quere über. Auf Grund dessen stellen sie in ihrer Hauptmasse zweifelsohne einen Erweiterer der Stimmritze, bezw. des Kehlkopfes dar. Damit soll aber nicht etwa gesagt werden, dass die mehr in der Längsrichtung verlaufenden Fasern nicht auch eine vorziehende und vielleicht z. Th. auch eine verengernde Wirkung haben könnten, so dass sich also ähnliche Gesichtspunkte ergeben wie bei dem Dilatator des *Lepidosteus*-Kehlkopfes. Immerhin aber wird im Auge zu behalten sein, dass, im Gegensatz zu *Polypterus*, ein eigentlicher, scharf differenzirter Constrictor im Kehlkopf von *Protopterus*, und, wie ich gleich vorgreifend bemerken will, bei *Lepidosiren paradoxa*, nicht existirt. Hier wie dort treten der allgemeine Constrictor des Kopfdarmes sowie sicherlich auch die gewaltigen von der Kopfrippe entspringenden Muskeln (Fig. 27 und 35, *MM*) ergänzend ein, und deshalb wird man berechtigt sein, den Constrictor pharyngis auch als einen Constrictor laryngis zu bezeichnen.

Was die Innervation aller der pharyngealen und laryngealen Muskeln sowie auch des Dilatators anbelangt, so geschieht dieselbe, wie dies auch a priori nicht anders zu erwarten ist, von Seiten des Vagus, welcher mit seinen Aesten von der lateralen und ventralen Seite her in die Muskeln eindringt. Hinsichtlich der feinern Details verweise ich auf die grundlegende Arbeit von Felix Pinkus (24).

Um nun über die einzelnen Details, wie namentlich über den feinern Aufbau des laryngealen Gebietes, Aufschluss zu erhalten, müssen auch hier wieder Querschnitte zu Hülfe genommen werden. Ich habe dieselben auf den Fig. 29—34 dargestellt und werde dieselben nun besprechen.

Die Fig. 29 entspricht einem Schnitt, der quer durch die vordere, oralwärts vom Dilatator gelegene Partie der zungenförmigen Platte gegangen ist (vgl. Fig. 26 und 29 bei *FP*). Bei *Muc* ist die Schleimhaut getroffen, und ein Blick auf die Figg. 29—34 zeigt, dass dieselbe im ganzen Bereich der Platte sowie auch in der Glottisgegend, resp. in der gesammten Regio laryngea dicker ist als in der Umgebung. Unter ihr liegt, wie dies auch für die weiter caudalwärts liegenden Querschnitte gilt, die oben schon geschilderte sehnige Haut (*SH*), und unter dieser befindet sich eine breite Schicht eines lockern, kern- und leukocytenreichen Bindegewebes, welches ventralwärts von dem Constrictor (*Co*) begrenzt wird.

In caudaler Richtung verschmälert sich die zungenförmige Platte ganz allmählich, vertieft sich aber zugleich gegen das Cavum oris zu rinnenförmig[1]) und verdickt sich dabei immer mehr keilartig in dorso-ventraler Richtung. Ihr Anfangs einheitlicher Charakter verliert sich dabei nach und nach, indem allerdings zunächst nur wenige Stücke von ihr abgesprengt (Fig. 30), später aber ihre untern ventralen Ränder förmlich ausgefasert oder ausgefranst werden (Fig. 31). Jene abgesprengten Stücke (*FK* in Fig. 30 und 31) sind stabförmig, in oro-caudaler Richtung angeordnet und lassen sich deshalb durch eine sehr grosse Anzahl von Querschnitten hindurch verfolgen.

Wir befinden uns nun mit den Schnitten der Fig. 30 und 31 längst schon im Bereich des Dilatators, welcher entsprechend seiner theils schiefen, theils queren Faserrichtung in zwei Schichten angeordnet ist, wie dies auch noch auf den weiter caudalwärts liegenden Schnitten (Fig. 32 und 33 bei *Dil*[1]) zu bemerken ist. Auf Fig. 34 dagegen ist nur die hinterste, fast rein querziehende Portion des Muskels (*Dil*) getroffen.

Die Auflockerung und Zersprengung der in dorso-ventraler Richtung immer flacher werdenden Platte macht nun caudalwärts immer weitere Fortschritte, bis schliesslich aus der zuvor compacten und einheitlichen Masse eine ganze Menge von kleinern Einzelstückchen geworden ist (Fig. 32—34, *FK*). Letztere zeigen die allerverschiedensten Form- und Grössenverhältnisse, die meisten sind aber auch wieder stab- oder auch lamellenförmig, radiär zur Rima glottidis angeordnet und mit ihrer Längsaxe oro-caudal gerichtet. Da und dort sieht man auch vereinzelte Stücke weit lateral oder auch ven-

1) Rechts und links von der Platte senkt sich die Schleimhaut in zwei tiefe Längsfurchen hinab (Fig. 30, bei †).

tralwärts im Constrictor[1]) liegen (Fig. 30 bei *), und an vielen Stellen dringen die Faserknorpelmassen (denn um solche handelt es sich) auch in die mediale Zwischensehne des da und dort in mehreren Schichten angeordneten Constrictors ein und verleihen derselben eine grosse Derbheit und Festigkeit (Fig. 31—33 bei *FK* und *Zw.S*).

Es braucht wohl nicht erst besonders betont zu werden, dass jener Zersprengungsprocess auf die Wirkung der Dilatatorfasern zurückzuführen ist, welche die faserknorpligen Stützelemente allerorts durchbrechen und zwischen ihnen fortlaufend im Bereich der Rima glottidis, bezw. des Larynx und des Vestibulum pulmonis dicht unter der Schleimhaut ausstrahlen. Bei diesem zwischen Muskel und Faserknorpel sich abspielenden Kampfe keilen sich muskel- und faserknorpliges Gewebe so ausserordentlich fest in einander, dass sie sich nur auf sehr dünnen Schnitten und bei geeigneter Färbung von einander differenziren lassen.

Durch diese faserknorpligen Elemente erhält die Glottisgegend eine feste und zugleich federnde Beschaffenheit, wodurch namentlich an der Stelle, wo die Schleimhaut einen gefälteten Charakter annimmt, wie im Kehlkopf oder Vestibulum pulmonis (Fig. 34, *Muc*[1]), ein präexistirendes Lumen bedingt wird, ganz ähnlich wie im Laryngotrachealrohr höherer Thiere. Kleinere faserknorplige Stützelemente lassen sich übrigens auch noch hinter dem Kehlkopf auf eine ziemliche Strecke in die ventrale und laterale Lungenwand hinein verfolgen.

Auf Fig. 32 beginnt sich bei *R* allmählich die Rima gl. einzusenken; auf Fig. 33 hat sie sich schon sehr vertieft, und auf der nächsten Figur befinden wir uns bereits caudalwärts von ihr, nämlich in dem larynxartigen Raum, welchen man in seiner caudalen Verlängerung auch als Vestibulum pulmonis bezeichnen könnte. Dieser Hohlraum (Fig. 34, *Vest. pulm*) wird ventralwärts durch die hier sehr breit und dick gewordene Zwischensehne (*Zw.S*) des M. constrictor (*Co*) begrenzt, während lateral- und dorsalwärts gewaltige Fasermassen des Dilatators eindringen und zum Theil in querer Richtung ununterbrochen von einer Seite zur andern ziehen. Aus dieser Muskelanordnung resultirt die Möglichkeit, dass das Luftrohr an der betreffenden Stelle, je nachdem diese oder jene Muskelzüge

1) Es sind dies oft recht ansehnliche spangen- und plattenartige Gebilde, bei welchen sich mir die Frage aufdrängte, ob es sich dabei nicht vielleicht um die letzten Reste von Kiemenbogen (6. Kiemenbogenpaar?) handeln könnte?

in Action treten, erweitert oder verengert, bezw. abgeschlossen werden kann.

Auf Grund obiger Thatsachen wird mir wohl die Berechtigung nicht abgesprochen werden können, wenn ich behaupte, dass bei *Protopterus* der Kehlkopf der Amphibien, und damit auch aller Vertebraten, in seinen Grundzügen bereits vorgebildet sei. Hier wie dort handelt es sich ja um die branchiale, vom N. vagus versorgte Musculatur, in deren ventralem Gebiet erweiternde und verengernde Elemente unterschieden werden können. Dazu kommen aber auch schon Stützelemente von typisch faserknorpligem Charakter. Ich habe auf deren feineres histologisches Verhalten mein ganz besonderes Augenmerk gerichtet und dabei Folgendes feststellen können.

An den meisten Punkten, wie namentlich im Bereich der zungenförmigen Platte, ist das faserige Zwischengewebe reichlich vorhanden, und die Knorpelkapseln treten mehr in den Hintergrund. Dies ändert sich nun aber von da an, wo die Zerklüftung der zuvor einheitlichen und compacten Stützsubstanz erfolgt, indem jetzt an vielen Orten das umgekehrte Verhalten zu beobachten ist. Jetzt schlagen die Knorpelkapseln so bedeutend vor, dass sie sich häufig direct berühren und alle oder fast alle faserigen Elemente verschwunden sind. Ja, nicht selten trifft man einzelne Bezirke, die man geradezu als Jugendstadien von Hyalinknorpel mit nur spärlich entwickelter Zwischensubstanz bezeichnen könnte.

Es ist nun sehr bemerkenswerth, dass solche Uebergangsstufen des Knorpelgewebes auch im Laryngotrachealskelet bei Amphibien vorkommen. So besteht bekanntlich bei *Siren lacertina* die Pars arytaenoidea aus Hyalinknorpel. Die die Luftröhre begleitende Pars crico-trachealis ist nur in ihrem caudalen Abschnitt hyalinknorplig, während ihr vorderer Abschnitt aus Faserknorpel besteht, in dem nur unregelmässig vertheilte Inseln am Hyalinknorpel eingesprengt sind. Ja, auch Uebergänge in einfaches Bindegewebe kommen vor. Bei *Amphiuma* besteht auch die Pars arytaenoidea zum grossen Theil aus Faserknorpel.

Es ist hier nicht der Ort, die Vergleichung des *Protopterus*kehlkopfes mit demjenigen höherer Thierformen weiter durchzuführen, und ich verweise deshalb auf den zusammenfassenden Ab-

schnitt dieser Schrift, woselbst auch das Verhalten der Musculatur einer genauern Prüfung unterzogen werden soll.

6) *Lepidosiren paradoxa.*

Waren unsere Kenntnisse schon über den *Protopterus*-Larynx bis in die neueste Zeit durchaus ungenügende, so gilt dies noch viel mehr von *Lepidosiren paradoxa.*

Sie beschränken sich auf wenige spärliche Notizen, von Th. Bischoff (6) und J. Hyrtl (16), und stammen aus den 40er Jahren des vorigen Jahrhunderts. Seither hat sich meines Wissens Niemand mehr mit diesem Gegenstand beschäftigt. Bischoff fasste den „weissen, länglich ovalen Streifen" am Boden der Mundhöhle, welcher dem von mir bei *Protopterus* als „zungenförmige Platte" bezeichneten Gebilde entspricht, als „Faserknorpel" auf und verglich ihn mit einer „Art von Kehldeckel", was beides nicht richtig ist. Er fährt dann fort: „hinter der Stimmritze beginnt sogleich die kurze, ziemlich weite und ganz häutige Luftröhre" . . . von „Giesskannenknorpeln" findet sich „nicht die geringste Spur".

Hyrtl fand die Glottis rechts von der Mittellinie liegend und bemerkt dazu: „die Oeffnung wird seitlich von zwei wulstigen, lippenähnlichen Schleimhautfalten begrenzt, die einen zarten Sphincter einschliessen, der besonders von der Lungenseite der Glottis her deutlich ist. Vor ihr liegt an der untern Wand des Schlundes ein 5 Lin. langer und über 2 Lin. breiter elastischer Knorpel." Auch diese Angaben entsprechen nicht dem wirklichen Verhalten.

Man wird es deshalb begreiflich finden, dass ich den lebhaften Wunsch hegte, selbst Hand anzulegen und mich durch eigne Studien über den Thatbestand zu unterrichten.[1])

Angesichts der sehr grossen Aehnlichkeit, welche zwischen *Protopterus* und *Lepidosiren* sowohl im äussern Habitus als auch in den verschiedenen Organsystemen besteht, konnten auch bezüglich der laryngealen Verhältnisse übereinstimmende Befunde erwartet werden.

Diese Erwartung hat sich denn auch in der Hauptsache bestätigt, und ich habe es deshalb nicht für nötig erachtet, meine Befunde durch zahlreiche Abbildungen zu illustriren. Ich werde also

1) Ich verdanke das hierfür verwendete Material der grossen Liebenswürdigkeit der Herren Graham Kerr in Glasgow und Emil Göldi in Pará.

nur einige wenige Punkte, worin *Lepidosiren* gewisse Abweichungen zeigt, zur Sprache bringen. Die wichtigste besteht darin, dass sowohl im Bereich der zungenförmigen Platte als auch im ganzen laryngealen Gebiet s. s. keine Spur von Faserknorpel nachzuweisen ist. Das Stützgewebe besteht vielmehr durchweg nur aus dicht verfilzten, in jeder Richtung verlaufenden Bindegewebsfasern, welchen zahlreiche Kerne und in oro-caudaler Richtung verlaufende Blutgefässe beigemischt sind.

Die zungenförmige Platte (Fig. 35, *FP*) ist nach allen Dimensionen grösser und stattlicher entwickelt als bei *Protopterus*, wogegen die gänzlich lippenlose, mit scharfen Rändern versehene Glottis (*R*) geradezu als winzig zu bezeichnen ist.

Die Anordnung der Musculatur, die durch Muskelzug bewirkte Unterminirung und Zersprengung der laryngealen Stützmassen in zahlreiche kleinere Stücke sowie endlich der ventral erfolgende Zusammenfluss derselben mit der medialen Zwischensehne des gewaltigen Constrictors — alles dies nimmt sich geradezu aus wie eine Copie der betreffenden Verhältnisse von *Protopterus*. Hier wie dort erhält man den Eindruck, als wäre die zungenförmige Platte unter dem Einfluss des Constrictors, d. h. als Zwischensehne dieses Muskels, erst secundär entstanden, sie könnte aber auch den letzten Ueberrest einer langen Kette einstiger branchialer Copularia repräsentiren, welche im Laufe der Phylogenese unter Modification ihrer gewöhnlichen Bauelemente zu einer Masse zusammengeflossen sind.

Im caudalen Abschnitt — so könnte man sich weiter vorstellen — kam es dann unter dem Einfluss des secundär sich abspaltenden Dilatators zu einer Auflockerung, und Hand in Hand damit erfolgte durch den in lateraler Richtung wirkenden Muskelzug die Bildung einer ventralen Glottis.

Wenn diese Annahme richtig ist, so würde die von gewisser Seite vertretene Hypothese einer im Laufe der Stammesgeschichte erfolgten Verlagerung der Glottis von der dorsalen Seite (Ductus pneumaticus der Schwimmblase) nach der ventralen hinfällig. Die ventrale Glottis wäre also dann für eine ab origine im ventralen Pharyngealgebiet liegende Bildung zu erklären, und es müsste als sehr wünschenswerth betrachtet werden, wenn der Beweis geliefert werden könnte, dass heute noch Thierformen existiren, bei welchen sich die gleichzeitige Existenz sowohl einer Glottis ventralis als einer Glottis dorsalis nachweisen liesse. Selbstverständlich aber wäre dabei nicht auf eine gleichzeitige

volle Ausbildung der beiderseitigen Einrichtungen zu rechnen, sondern man müsste a priori erwarten, dass die eine Glottis bereits mehr oder weniger stark rückgebildet, also vielleicht nur noch in Spuren nachweisbar wäre, während die andere, wenn auch vielleicht noch klein und unscheinbar gestaltet, so doch schon in physiologischer Function getroffen würde.

Als eine solche Thierform, welche jene beiden Bedingungen erfüllt, glaube ich *Lepidosiren paradoxa* bezeichnen zu dürfen.

In der bereits erwähnten Monographie Bischoff's (l. c.) über *Lepidosiren paradoxa* steht u. a. die kurze Bemerkung: ..... „allein auch an der obern Wand der Speiseröhre findet sich ersterm (sc. dem Lungeneingang) entsprechend ein ähnlicher, nur nicht so stark entwickelter Faserknorpel". Diese, wenigstens z. Th. richtige Beobachtung scheint seit dem Jahr 1840, in welchem Bischoff seine Arbeit veröffentlicht hat, gänzlich in Vergessenheit gerathen zu sein, und ich habe natürlich, anlässlich meiner eignen Studien, nicht versäumt, der Sache auf den Grund zu gehen. Dabei bin ich zu folgenden Ergebnissen gelangt.

Im hintern (caudalen) Gebiet des Gaumendaches, und zwar genau in dem von den dorsalen Enden der Kiemenbogen eingeschlossenen Winkel (Fig. 35), prominirt in mässiger Vorwölbung aus der Mundschleimhaut eine 1,5 cm lange, weisse Platte von spindelförmiger Gestalt (Fig. 35 †† rechts und links von R^1). Sie fühlt sich hart an und erscheint für das unbewaffnete Auge wie eine schwielig verdickte Stelle der Mucosa oris.

Fertigt man Querschnitte an (Fig. 36—40) und untersucht man dieselben in oro-caudaler Richtung, so ergiebt sich Folgendes: Kurz hinter der Stelle, wo das letzte Kiemenvenenpaar in die Aorta einmündet, trifft man unter der Mundschleimhaut eine mässig dicke Lage dicht verfilzten, sehnigen Bindegewebes (††). Dieselbe zeigt sich gegen die Medianlinie zu etwas stärker entwickelt als seitwärts, so dass sie im Querschnitt spindelförmig erscheint. Dorsalwärts liegt die Aorta, welche von einer ausserordentlich dicken, namentlich in transverseller Richtung sich ausdehnenden Scheide (*Aor. Sch.*) umgeben ist. Seitwärts sind die Cardinalvenen (*Cv*) durchschnitten, und bei *L. Bg* erscheint lockeres Bindegewebe, das alle Räume zwischen den genannten Gebilden erfüllt.

Im nächsten Schnitt (Fig. 37) erkennt man, dass die oben erwähnte Bindegewebs- oder Sehnenplatte nicht nur beträchtlich an Dicke gewinnt, sondern dass sie auch weiter ventralwärts gegen die

Schleimhaut vorrückt, derart, dass letztere jetzt, so zu sagen, in ihr aufgeht. Mit andern Worten: das sehr derb und fest gewordene, kernreiche Faserwerk hat auf einer freien, der Mundhöhle zugekehrten Oberfläche ein schwieliges, verhorntes Aussehen angenommen und hängt dorsalwärts mit der bereits schwächer gewordenen Aortenscheide zusammen (Fig. 37, bei †† und *Sp*). Zugleich begegnet man in der Sehnenplatte einer Menge kleiner, da und dort sehr dicht liegender, in oro-caudaler Richtung verlaufender Gefässe, eine Erscheinung, die sich auch auf allen weiter caudal liegenden Schnitten stets wiederholt. Ich habe die Gefässe auf den Figuren nicht besonders bezeichnet, allein sie sind daselbst ohne Weiteres leicht zu erkennen.

Noch weiter nach rückwärts (Fig. 38, †-†) hat die Sehnenplatte noch viel mehr an Ausdehnung gewonnen und zeigt sich nun medianwärts eingefurcht (bei *R*). Ihre Seitenpartien haben sich verdickt und zugleich etwas dorsalwärts gekrümmt, so dass daraus im Querschnitt eine nach der Fläche gebogene Hantelform resultirt. Die verhornte Zone an der freien Oberfläche hat zugenommen und eine Reihe von Längsleisten erzeugt, welche auf den Figg. 38—40 im Querschnitt spitze Zähnchen vortäuschen. Auf den genannten Figuren sieht man auch, wie die verhornte Zone bei ** plötzlich aufhört und die Mucosa oris (*Muc*) wieder beginnt.

Durch das Auftreten der Längsrinne *R* hat die Sehnenplatte einen bilateral symmetrischen Charakter angenommen, welcher in der Fig. 39 noch deutlicher zu Tage tritt. Hier hat sich die Sehnenplatte zu zwei mächtigen Polstern (††) verdickt, die in schlankere, an ihrem Ende abgerundete Seitenpartien auslaufen.

Zwischen der Sehnenplatte und der Aorta erscheint auf Fig. 38 u. 39 das vorderste Ende des dorsalen Constrictorgebietes (*Co*). Die betreffenden Muskelfasern entspringen hier, genau wie bei *Protopterus*, (vgl. Fig. 28, *Co*, bei *KR*) von der Kopfrippe und strahlen, median- und etwas ventralwärts sich wendend, in ein kräftiges Septum (Fig. 37—39, *Sp*) aus, dessen dichtes Fasergewebe sowohl mit der Sehnenplatte als auch mit der Aorta zu einer Masse zusammenfliesst. Dasselbe entspricht genau der mit † bezeichneten Stelle von *Protopterus* (Fig. 28), worauf ich später noch einmal zurückkommen werde.

Am caudalen Ende der Sehnenplatte (Fig. 40) angelangt, kann man zunächst constatiren, dass die Rinnenbildung in der Medianlinie und damit der bilateral symmetrische Charakter der Platte ver-

schwunden ist. Letztere ist zugleich viel flacher geworden, begrenzt aber nach wie vor mit ihrer verhornten Oberfläche das Cavum pharyngis.

Ihre dorsale Fläche zeigt sich von stärkern, längsverlaufenden Gefässen durchzogen, steht aber mit der Zwischensehne (*Zw. S*) des Constrictors nicht mehr in Verbindung. Gleichwohl aber sind die Spuren einer solchen noch deutlich erkennbar, indem von der ventralen Seite aus radienartig angeordnete, zahlreiche Gefässe einschliessende fibröse Balken ziemlich weit in das lockere Bindegewebe vordringen.

Wenige Schnitte weiter nach hinten ist die Sehnenplatte spurlos verschwunden, und die Schleimhaut läuft nun wieder continuirlich am Pharynxdach über die Mittellinie herüber. Zugleich haben sich auch die Ursprungsverhältnisse des Constrictors derart geändert, dass derselbe genau so, wie dies auf Fig. 27 von *Protopterus* dargestellt ist, von der Chordascheide seinen Ausgang nimmt.

Ueberblickt man nun noch einmal alle diese Befunde, so kann man mit Rücksicht auf die Lagebeziehungen jenes eigenartigen Gaumenorgans an vier verschiedene Möglichkeiten einer Deutung desselben denken. Die erste besteht darin, zu untersuchen, ob es sich dabei nicht um die letzten Spuren von hechelartig angeordneten Gaumenzähnen handeln und auf Grund dessen an *Polypterus*-artige Vorfahren angeknüpft werden könnte? Ein solcher Versuch führt aber aus zwei Gründen zu einem negativen Resultat, in so fern eine so weit caudal sich erstreckende Gaumenbezahnung durch eine Vergleichung mit *Polypterus bichir* durchaus nicht unterstützt wird, und weil auch das histologische Verhalten der Sehnenplatte eine solche Annahme als sehr unwahrscheinlich erscheinen lässt.

Die zweite Möglichkeit wäre die, die Stelle der Rinnenbildung als den letzten Rest der Hypophysenabschnürung von der Mundschleimhaut zu erklären, bezw. dieselbe mit jener Oeffnung zu parallelisiren, wo der Hypophysengang bei *Polypterus* und *Calamoichthys* Zeit Lebens mit dem Cavum oris in Verbindung steht. Allein auch dieser Erklärungsversuch wird dadurch hinfällig, dass sich die betreffenden Punkte topographisch keineswegs entsprechen, in so fern die Rinne im Bereich der Sehnenplatte caudalwärts von der oben bezeichneten Stelle zu liegen kommt. Gegen eine Parallelisirung in dieser Richtung sprechen auch die Lage des Constrictors und die massenhafte Anhäufung des Sehnengewebes, kurz überhaupt die

ganze Organisation der Sehnenplatte, für welche schlechterdings in jener Hinsicht keine Erklärung möglich wäre.

Drittens könnte man daran denken, die Rinnenbildung einfach für eine Zugwirkung der von der Kopfrippe einstrahlenden Musculatur zu erklären, allein dagegen sprechen zwei Umstände, die sehr zu beachten sind. Erstens ist nicht ersichtlich, warum sich bei *Protopterus*, wo genau dieselben Muskelverhältnisse vorliegen, jene Zugwirkung nicht einmal spurweise bemerklich macht, und zweitens wird dadurch das Zustandekommen der bilateral-symmetrischen, fibrösen Polstermassen (Fig. 38 und 39, † †) keineswegs erklärt.

So bleibt nichts Anderes übrig, als auf die Deutung, die ich oben ausgesprochen habe, zurück zu greifen und den ganzen Apparat für den letzten Rest des Einganges zur Schwimmblase der einstigen fischartigen Vorfahren von *Lepidosiren* zu erklären. Es wäre dabei also von einem Verhalten auszugehen, wie ich es von *Lepidosteus* und *Amia* geschildert habe, und ein solcher Gedanke gewinnt sehr an Wahrscheinlichkeit, wenn man die Querschnittserien Fig. 6—9 (*Lepidosteus*), 16—10 (*Amia*), 36—40 (*Lepidosiren*) mit einander vergleicht und vor Allem die Lagebeziehungen zur Nachbarschaft in Erwägung zieht.

In allen diesen Fällen handelt es sich um den im Uebergangsgebiet zwischen Hinterhaupt und Wirbelsäule gelegenen, von den letzten Kiemenbogen flankirten Raum der dorsalen Pharynxwand sowie um dieselben engen charakteristischen Lagebeziehungen zu den pharyngealen Muskeln, Nerven und Gefässen (Fig. 1, 13, 35).

Dazu kommen noch die in histologischer Beziehung völlig übereinstimmenden bindegewebigen und elastischen Stützelemente, welche die Rima polsterartig umgeben. Dass dieselben bei *Lepidosiren* nicht mehr durch Muskelelmente zersprengt werden, wie dies bei *Lepidosteus* noch der Fall ist, kann uns in Anbetracht des bei *Lepidosiren* bereits angebahnten Reductionsprocesses nicht überraschen, und überdies leiten ja die Verhältnisse von *Amia*, wo sich, wie ich gezeigt habe, der Muskel bereits ebenfalls aus den Stützpolstern zurückgezogen hat, als Zwischenstufe zu *Lepidosiren* hinüber. Hier aber mussten die Einflüsse einer rückschrittlichen Metamorphose in so fern noch zu einem ungleich stärkern Ausdruck gelangen, als in Folge des allmählichen Verlustes einer Schwimmblase jegliche Differenzirung eines Dilatators aus dem Sphincter heraus unterblieb. So gerieth also das Organ bei *Lepidosiren paradoxa* im Laufe der Generationen immer mehr auf eine schiefe Ebene und gewann in

seinem Abwärtsgleiten mehr und mehr den Charakter eines typischen Rudiments.

Selbstverständlich musste es mir als sehr wünschenswerth erscheinen, meine Befunde bei *Lepidosiren* auch an Embryonalstadien dieses Thieres nachprüfen zu können. Da mir aber solche leider nicht zur Verfügung standen, so sandte ich an Herrn Collegen Graham Kerr einen kurzen, durch mehrere Skizzen illustrirten Bericht über die von mir gewonnenen Resultate und fügte die Bitte bei, dieselben mit dem Verhalten bei Larven zu vergleichen und mir darüber Nachricht zukommen zu lassen. Dieser meiner Bitte hat nun Herr Graham Kerr in liebenswürdigster Weise entsprochen und mir, unter Beifügung einiger Skizzen, Folgendes mitgetheilt: „The groove in question is found well developed in stage 37, i. e. when the young *Lepidosiren* is nearly 60 mm in length. At this stage it begins just over the anterior end of the glottis and stretches forwards for a distance of about 5 μ and then gradually flattens out. The sheet of muscle lying on each side of the groove is by the way distinct from the main mass of the constrictor pharyngis. It takes origin from the region of the base of the cranial ribs. It may be suggested possibly by a sceptic that the dorsal groove is a mechanical result of the contraction of this muscle, but no doubt you have duly considered the possibility of this. In „stage 36" the groove is present but less well marked than in „stage 37". Before stage 36 there is no distinct trace of the groove present.[1])

It is obvious then that the groove only appears very late in development but of course it does not necessarily follow from this, that it is not of phylogenetic importance."

Es liegt nun die Frage nahe, wie sich *Protopterus* in diesem Punkte verhält. Angesichts der früher schon erwähnten, sehr grossen Aehnlichkeiten, welche zwischen *Lepidosiren* und *Protopterus* bestehen, könnte man auch bei letzterm hierin eine Uebereinstimmung erwarten. Dies ist nun aber nicht der Fall, denn wir treffen bei *Protopterus* an der betreffenden Stelle (Fig. 28 $\frac{1}{1}$) nicht nur keine Spur einer Rimaanlage, sondern auch keine circumscripten, polsterartigen Stützelemente mehr. Die submucöse sehnige Haut (*SH*) läuft vielmehr gleichmässig über die dorsale Mittellinie hinweg und

1) Die Angaben der verschiedenen Stadien beziehen sich auf eine frühere Arbeit von Graham Kerr über die Entwicklung von *Lepidosiren paradoxa*.

liegt dabei dem Constrictor aufs Engste an. Von einer Verhornung derselben ist nichts zu bemerken, und nur ihre in der Medianlinie erfolgende Einkeilung, beziehungsweise Verwachsung mit der Zwischensehne des Constrictors und dadurch indirect mit der Aortenscheide erinnert entfernt noch an die betr. Verhältnisse von *Lepisodiren*.

Daraus ergiebt sich also die Schlussfolgerung, dass das Ganoidenstadium, in welchem *Protopterus* noch eine Schwimmblase besass, noch viel weiter zurück liegen muss als bei *Lepidosiren*, während die höhere bereits durch das Auftreten von knorpligen Stützelementen charakterisirte Organisationsstufe des ventralen Larynx, wie bereits betont wurde, zu den Amphibien hinüber leitet.[1])

7. *Ceratodus forsteri*.[2])

Ausser einer kurzen Notiz in der bekannten Monographie über *Ceratodus* von A. Günther[3]) ist mir aus der Literatur nichts Einschlägiges bekannt geworden. Günther schreibt: „The right half [nämlich der Lunge] is contracted at its anterior extremity, slightly bent towards the right side, and opens, by a very short duct terminating in a glottis, into the ventral side of the oesophagus, somewhat to the right of the median line. The glottis is a slit about one eighth of an inch long, and provided on one side with a duplicature of the membrane, which acts as a valve."

Nach meiner eignen Erfahrung liegt die Glottis bei *Ceratodus* etwas links von der ventralen Medianlinie. Sie ist im Verhältniss zu der Grösse des Kopfes auffallend klein. So fand ich sie bei

1) Es ist vielleicht hier der passendste Ort, um an die von Miklucho-Maclay (in: Jena. Z. Naturw., V. 3) und P. Mayer (in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 2) an Selachiern gemachten Befunde zu erinnern. Es handelt sich dabei bekanntlich um Divertikelbildungen der Schleimhaut sowohl an der dorsalen als auch an der ventralen Wand des Vorderdarmes, ohne dass über die Bedeutung derselben ein befriedigender Aufschluss erzielt werden konnte. Mir selbst standen keine derartigen Präparate (*Mustelus*) zur Verfügung, und so bin ich leider nicht in der Lage eine Urtheil abgeben zu können, immerhin aber erscheint es mir im Hinblick auf meine Befunde an *Lepidosiren paradoxa* angezeigt, die Angelegenheit einer erneuten Prüfung zu unterziehen.

2) Ich verdanke das untersuchte Material den Herren R. Semon und M. Fürbringer.

3) Günther, A., Description of Ceratodus etc., in: Phil. Trans. Royal. Soc. London, V. 161, 1871.

einem Exemplar von ca. 15 cm Kopflänge nur 8 mm lang. Die ganz in der Ebene der Schleimhaut liegende schlitzartige Oeffnung besitzt 2 scharfkantige Ränder, ist also gänzlich lippenlos und liegt absolut und relativ viel weiter nach hinten als bei den übrigen Dipnoern, so z. B. bei dem oben erwähnten grossen Exemplar 4.5 cm hinter der letzten Kiemenspalte.

Der Erhaltungszustand des untersuchten Materiales liess leider sehr viel zu wünschen übrig, und so muss ich mich auf eine nur skizzenhafte Darstellung beschränken.

Wie die übrigen Dipnoer, so besitzt auch *Ceratodus* einen von der Basis cranii, bezw. von der Wirbelsäule und dem Visceralskelet entspringenden Constrictor pharyngis, welcher sich ventralwärts in 2 durch eine sehnige Platte getrennte Schichten spaltet. Jene Platte verdickt sich in der Richtung gegen die Glottis zu beträchtlich, dringt bis dicht an die Schleimhaut vor und bildet so rechts und links von der Rima ein compactes, zwischen die Mucosa pharyngis et pulmonis sich einkeilendes Stützgewebe. Von dieser Stelle aus greifen die Fasermassen lateralwärts auch auf die Lunge über und verweben sich in deren Wand zu einer derben und festen Sehnenhaut.

Knorpelgewebe ist im Kehlkopfgebiet nirgends nachzuweisen, und ebenso wenig existirt an der vordern Circumferenz der Glottis jene für *Protopterus* und *Lepidosiren* so charakteristische weisse, zungenförmige Platte. Immerhin aber mag dieselbe durch einen scharf abgegrenzten Streifen aus Sehnengewebe angedeutet sein, welcher sich an der entsprechenden Stelle unter der Mundschleimhaut nach vorn erstreckt.

Ob sich, wie bei den übrigen Dipnoern, vom Constrictor pharyngis ein Dilatator glottidis abspaltet, vermag ich nicht sicher zu sagen, es scheint mir dies aber nach dem, was ich zu erkennen vermochte, nicht wahrscheinlich. Der allgemeine Eindruck war für mich vielmehr ein derartiger, dass bei *Ceratodus* in der ganzen Regio laryngea Organisationsverhältnisse bestehen, welche sich mit denjenigen von *Polypterus* decken. Dies will also besagen, dass *Ceratodus* das primitive Verhalten der Crossopterygier noch bewahrt hat, während die beiden andern Dipnoer in der Organisation ihres Kehlkopfes bereits Entwicklungsbahnen eingeschlagen haben, welche zu den Amphibien hinüberleiten. Dies stimmt ja auch für andere Organsysteme, in so fern die Kiemenathmung bei *Ceratodus* bekanntlich noch eine grössere Rolle spielt als z. B. bei

Protopterus. Ferner nehmen *Lepidosiren* und *Protopterus* im Bau des Herzens und des Conus arteriosus sowie im Verhalten der grossen Gefässe eine höhere, fortgeschrittenere Entwicklungsstufe ein als *Ceratodus*.

In Erwägung dieser Thatsachen liegt die Frage sehr nahe, ob sich nicht auch bei *Ceratodus* und *Polypterus*, ähnlich wie bei *Lepidosiren*, an der dorsalen Schlundwand Spuren eines einstigen Schwimmblaseneinganges nachweisen lassen.

Hierauf muss ich die Antwort leider schuldig bleiben und kann nur mittheilen, dass ich an Querschnitten eines jungen, noch mit äussern Kiemen versehenen Exemplars von *Calamoichthys calabaricus* an der dorsalen Schlundwand eine polsterartige Anhäufung von fibrösem Gewebe zu constatiren vermochte, über dessen Bedeutung ich mir indessen vorläufig noch kein Urtheil erlaube. Gleichwohl aber möchte ich nicht unterlassen, die Aufmerksamkeit derjenigen Fachgenossen, welche im Besitze von embryonalem Material sind, auf jenen Punkt hinzulenken.

Allgemeine Betrachtungen und Schlussfolgerungen.

Im Vorstehenden habe ich im dorsalen Gebiet des Kopfdarmes von *Lepidosteus* und *Amia* einen Apparat beschrieben, den ich als „dorsalen Kehlkopf" bezeichnete. Auf diesen Punkt möchte ich nun zunächst zurückkommen und auf breiterer Grundlage untersuchen, ob und in wie weit ich zu obiger Bezeichnung berechtigt war.

Zu diesem Zweck ist vor allem an jene Einrichtung anzuknüpfen, die man bisher ausschliesslich mit dem Namen „Kehlkopf" in der Reihe der luftathmenden Vertebraten zu belegen pflegt. Letzterer liegt bekanntlich im ventralen Abschnitt des Kopfdarmes, und deshalb pflegte man bisher die bei seinem Aufbau in Betracht kommenden Muskeln, Nerven und knorpligen Stützelemente aus dem Gebiet des 5. Kiemenbogens (7. Visceralbogens) abzuleiten.[1])

H. H. Wilder (l. c.) und E. Göppert (l. c.) haben in einer Reihe von Arbeiten nachgewiesen, dass die laryngeale Musculatur der

1) Neue Untersuchungen haben es sehr wahrscheinlich gemacht, dass nicht der 5., sondern der 6. Kiemenbogen im Laufe der Phylogenese Beziehungen zum Kehlkopf gewonnen hat (vgl. L. Drüner, Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskeln der Urodelen, in: Zool. Jahrb., V. 15, Anat., 1901).

Amphibien auf den M. constrictor pharyngis (M. dorso-pharyngeus, Göppert) zurückzuführen ist und dass die primitivsten Verhältnisse noch bei *Proteus* und *Menobranchus* zu erkennen sind. Jener im caudalen Gebiet der Regio branchialis liegende Muskel gewinnt bei den eben genannten Urodelen mit demjenigen Theil seiner Fasern, welche ursprünglich als Levatores des 5. Kiemenbogens fungiren, durch seine Befestigung an dem Laryngotrachealskelet („Cartilago lateralis") die Bedeutung eines Erweiterers des Kehlkopfeinganges. Dazu gesellen sich dann noch ein dorsales und ein ventrales Paar von Schliessmuskeln, die, ebenfalls der branchialen Musculatur[1]) entstammend, in ihrem primitiven Verhalten bei *Proteus* und *Menobranchus* noch ganz in der Verlaufsrichtung des pharyngealen Constrictors liegen und so die Wirkung des letztern noch zu unterstützen vermögen. Mit andern Worten: jene Schliessmuskeln sind nicht nur Kehlkopf-, sondern gleichzeitig auch Pharynxmuskeln, d. h. sie sind als Kehlkopfmuskeln Antagonisten, als Pharynxmuskeln aber Synergisten (Göppert).

Was nun die Innervation jenes ganzen Muskelcomplexes anbelangt, so kommt dafür in erster Linie der Vagus mit seinen Rami branchiales, bezw. pharyngei in Betracht, und von diesen werden gewisse Zweige als Rami laryngei von der sich differenzirenden Kehlkopfmusculatur übernommen.

Auf Grund dieser kurz skizzirten phylogenetischen Entwicklung des Kehlkopfes wird sich jetzt die Frage erheben, ob die dabei in Betracht kommenden Bedingungen auch in der Anlage des dorsalen Kehlkopfes von *Lepidosteus* und *Amia* gegeben sind?

Dies glaube ich nun durchaus bejahen zu dürfen, in so fern vor allem die eine Grundbedingung erfüllt ist, dass das interarcuale Muskelsystem im weitesten Sinne, auf welches bekanntlich der primitive M. constrictor pharyngis ebenso wie der M. transversus dorsalis und ventralis zurückzuführen ist, in gleicher Entfaltung rings um den Kopfdarm, also auch im dorsalen, wie im ventralen Bezirk desselben getroffen wird.

Da auch die Nervenquelle (Vagus) eine und dieselbe ist, so ist also an beiden Stellen, in unmittelbarem Anschluss an das caudale Gebiet der Kiemenbogen (Epi- und Hypobranchialia) a priori die

1) Es handelt sich dabei um jenen Abschnitt der interarcualen Musculatur, den Phelps Allis (l. c.) bei *Amia* als M. transversus ventralis posterior bezeichnet hat.

gleiche Möglichkeit für die Entwicklung gleicher Apparate gegeben. Ich verweise hierbei auf die schematische, im Text figurirende Abbildung, Fig. A, und kann nur wiederholen, was ich bereits auf p. 533 meiner

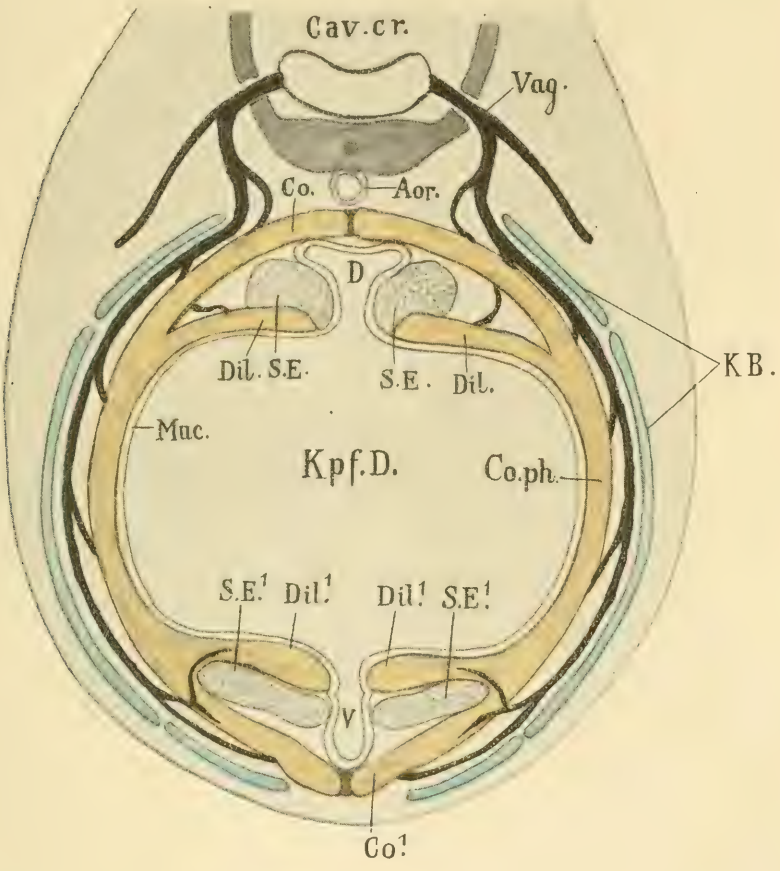


Fig. A.

Musculatur, Nerven und Stützelemente des dorsalen und ventralen Kehlkopfes. Querschnitt. Schema.

Aor Aorta. *Cav. cr* Cavum cranii. *Co* Constrictor des dorsalen —, *Co*¹ des ventralen Kehlkopfes. *Co. ph* Constrictor pharyngis. *D* Ventraler Kehlkopf. *Dil* Dilatator des dorsalen —, *Dil*¹ des ventralen Kehlkopfes. *KB* Kiemenbogen. *Kpf. D* Lumen des Kopfdarmes. *Muc* Mucosa pharyngis. *S.E* Stützelemente des dorsalen —, *S.E*¹ des ventralen Kehlkopfes. *V* Ventraler Kehlkopf. *Vag* Nervus vagus.

vorläufigen Mittheilung gesagt habe. Daselbst heisst es: „der dorsal liegende Kehlkopf von *Lepidosteus* und *Amia* ist, was die Musculatur und

Innervation betrifft, so zu sagen, das getreue Spiegelbild des ventralen Kehlkopfes von *Polypterus*, *Protopterus* und weiterhin der Perennibranchiaten. Hier wie dort handelt es sich gegen das pharyngeale Lumen zu um eine Differenzirung des interarcualen Muskelsystems, d. h. des primitiven Constrictor pharyngis zu einem wohl ausgebildeten Dilatator glottidis etc. Man begreift also, wie die Natur es fertig bringen konnte, in Anpassung an bestimmte physiologische Bedingungen, 2 mal, an zwei verschiedenen Stellen, denselben complicirten Apparat hervorzubringen. Von diesem Gesichtspunkt aus erscheint die von gewisser Seite geäusserte Hypothese hinsichtlich der phylogenetischen Wanderung des dorsalen Kehlkopfes nach der ventralen Seite nicht mehr als zwingende Nothwendigkeit."

In dieser meiner Auffassung bin ich durch die Befunde an *Lepidosiren paradoxa* noch wesentlich bestärkt worden und stehe nun auf einem ähnlichen Standpunkt wie P. Albrecht (1), J. Beard (5) und M. Sagemehl (l. c.), welche eine Trennung zwischen Schwimmblase und Lunge oder, wie Albrecht sich ausdrückt, zwischen „Vessie natatoire" und „Vessie oratoire" statuiren.[1])

Mit diesem Thema, das eines der fundamentalsten Probleme der Morphologie repräsentirt, hat sich übrigens auch schon Johannes Müller (19) eingehend beschäftigt. Hören wir seine eignen Worte!

„Die Lage der Mündung des Ductus pneumaticus entscheidet also auch nicht, sie kann bei einer wahren Schwimmblase rund um den Schlund wandern" ..... und weiter: „Hierdurch [sc. durch die verschiedenartige Blutversorgung] ist bewiesen, dass die Schwimmblase in allen Fällen, mag sie zellig sein, wie eine Reptilienlunge, oder nicht, mag sie ventral, lateral oder dorsal vom Schlund ausgehen, Schwimmblase bleibt, und dass Lungen- und Schwimmblase anatomisch und physiologisch völlig verschieden sind. Beiderlei Organe kommen darin überein, dass sie sich als Ausstülpungen aus dem Schlund entwickeln, dies theilen sie noch mit andern Bildungen, mit den Tuben und Luftsäcken der Kehlkopfgegend. Es giebt indes noch ein anderes gemeinsames Fundament ihrer Formation, und in diesem muss man einen gewissen Grad von Analogie anerkennen.

1) Eine „Vessie oratoire" besitzen nach Albrecht: *Polypterus*, die Plectognathen, Dipnoer, Amphibien und Amnioten. Ob aber A. zuzustimmen ist, wenn er das Oesophagusdiverticulum der Schweine und die Bursa pharyngea für die letzten Reste der Schwimmblase der Fische erklärt, erscheint mir sehr fraglich.

während man jede Aehnlichkeit in Bezug auf die physiologische Bedeutung der Lungen zur Respiration leugnen muss. Es giebt nämlich auch an den Lungen einen nicht respiratorischen Theil, die Luftröhre und ihre Aeste. Dieser besitzt seine besondern Blutgefässe, die Vasa bronchialia, sie verhalten sich wie alle ernährenden Gefässe des Körpers und gerade entgegengesetzt den Lungengefässen, es ist bekannt, dass sich dieses nutritive System bis in die Substanz der Lungen verzweigt. Die Schwimmblase und ihr Gefässsystem kann daher dem nicht respiratorischen Theil der Athemwerkzeuge verglichen werden. Stellt man sich vor, dass bei einem Thier mit einem Lungensack das respiratorische Blutgefässsystem sich verkleinere, bis es Null wird, so bleibt ein Sack übrig, der sich ferner nicht mehr von der Schwimmblase unterscheidet.....

So gewiss die Schwimmblase der Fische keine Lunge ist, eben so wenig kann die Entwicklung einer wahren Lunge bei Fischen als unmöglich geleugnet werden. Dem Wesen nach besteht die Lunge aus einem Sack mit einem respiratorischen Gefässsystem. Dieser Sack kann an verschiedenen Stellen gelegen sein, er kann von der ventralen Seite des Schlundes ausgehen; er kann aber auch auf jeder Seite des Schlundes oder aus der Kiemenhöhle sich entwickeln, er kann innerhalb der Rumpfhöhle, er kann auch ausserhalb derselben liegen. Letzteres ereignet sich in der That bei zweien Fischen. Taylor [1]) hat sie zergliedert und gezeigt, dass sich die Blutgefässe auf den Säcken wie auf einem Athemorgan verbreiten, d. h. dunkelrothes Blut zuführen und hellrothes abführen. Die Organe kommen bei einem Wels [2]) und einem Aal [3]) vor, die auf dem Lande zu athmen dadurch befähigt werden, gleichwie die Labyrinthfische durch ihre Labyrinthkiemen befähigt werden, auf das Land zu gehen" etc.

Später hat J. E. V. Boas (7) die Wanderungshypothese der Schwimmblase wieder aufgegriffen und vertritt dabei die Ansicht, dass die Lungen von *Ceratodus* und *Lepidosteus* nicht nur analog entwickelte Organe darstellen, sondern dass es sich dabei, „und zwar in eclatantester Weise" um eine Verwandtschaft handle. Um dies weiter zu begründen, verweist er auch auf die übereinstimmenden Verhältnisse des Urogenitalsystems und des Kopfskelets. Ferner

1) In: Edinburgh. Journ. Sc., Juli 1831.
2) *Silurus fossilis* Bloch (*Heteropneustes fossilis* Müller).
3) *Unibranchiapertura Cuchia* Buch (*Amphipnous Cuchia* Müller).

wird die geringfügige Bedeutung der von arteriellem Blut versorgten Lunge wasserlebender Amphibienlarven betont und darauf hingewiesen, dass letztere den Gebrauch derselben ganz entbehren können und sich hierin also wie gewöhnliche Fische verhalten.[1])

Lepidosteus gilt Boas als Repräsentant der ursprünglichsten Lungenform, von welcher sich (unter Annahme einer Drehung der Zugangsöffnung) diejenige von *Ceratodus* und dann weiterhin die von *Protopterus* ableiten lasse. Weder von *Ceratodus* aber noch von *Protopterus* sind nach Boas die Lungen der Amphibien abzuleiten und ebenso wenig von *Polypterus*. Zur Erklärung des hier herrschenden Zustandes wird folgende kühne Hypothese aufgestellt: ein ähnlich wie die *Lepidosteus*-Schwimmblase sich verhaltendes Organ hat sich im Laufe der Phylogenese der Länge nach getheilt, und auch die Mündung ist doppelt geworden. Beide, von einander unabhängige Hälften wanderten dann jede nach ihrer Seite, mündeten erst seitlich aus, dann ventral, um endlich ventral in der Mittellinie wieder mit einander zu verschmelzen.

M. Sagemehl (l. c.) und C. Gegenbaur (9) haben sich bereits gegen die obigen Ausführungen gewendet, so dass ich nicht weiter darauf einzugehen brauche, wohl aber möchte ich noch die Stellung Gegenbaur's zu der uns hier interessirenden Frage kurz präcisiren. Wenn es auch fraglich erscheint, meint er, ob Schwimmblasen zu Lungen sich umwandelten, indem der Gefässapparat ein andrer ward, so darf jedenfalls „für beide in phylogenetischer Hinsicht eine nahe Verwandtschaft behauptet werden als Organe, die bei den Gnathostomen aus der hintern Region der Kopfdarmhöhle ventral entstanden und in der Aufnahme von atmosphärischer Luft eine gemeinsame Eigenschaft beibehielten, wie mannigfach auch ihre Erscheinung uns entgegentritt."

Ob die dorsale Mündung als das primitive Verhalten oder als ein secundärer Erwerb zu betrachten sei, erscheint G. um so mehr discutirbar, als bekanntlich alle übrigen, vom Darm ausgehenden Bildungen ventral entstehen. Wenn der Luftgang und damit auch die Lunge ursprünglich ventral entstand, „so wäre für letztere eine dorsale Umlagerung anzunehmen, gegen welche aber das Verhalten

1) Auch bei Perennibranchiaten spielt die Lunge noch eine sehr untergeordnete respiratorische Rolle, eine Thatsache, die wohl noch eines eingehendern Studiums werth wäre.

der Blutgefässe spricht.[1]) Befinden sich aber die Lungen in primitiver Lagerung, so muss für den Luftgang eine Wanderung nach der Ventralseite stattgefunden haben, und eine dorsale Mündung wäre dann das Ursprüngliche, so dass ein Anschluss an die Schwimmblase von *Lepidosteus* dadurch nahegelegt würde".

„Diese Beziehung der Lungen der Dipnoer zu Schwimmblasen, wobei nicht nur *Lepidosteus*, sondern ebenso *Amia* und auch die dorsal mündenden Schwimmblasen der Teleostei in Betracht kämen, bildet einen Gegensatz zur ventral mündenden Schwimmblase des *Polypterus* und lässt hierin eine Reihe homologer Bildungen erkennen, welche die respiratorische Function erst allmählich zur Ausbildung gelangen lassen."

Trotz der, wie man sieht, starken Hinneigung Gegenbaur's, die Phylogenese der Amphibienlunge und der Schwimmblase des *Polypterus* von den Zuständen einer Schwimmblase mit dorsaler Mündung abzuleiten, schliesst er seine Betrachtungen mit den vorsichtigen Worten: immerhin aber „bleibt die Phylogenese der Lungen noch eine offene Frage."

Endlich will ich noch erwähnen, dass Bashford Dean (3) einen Standpunkt einzunehmen scheint, welcher sich mit demjenigen der beiden oben erwähnten Autoren im Wesentlichen deckt. Nach B. D. gleicht die Schwimmblase der Fische der Lunge der luftathmenden Thiere in so wichtigen Punkten, dass es nicht zulässig ist, beide Organe als morphologisch verschieden zu betrachten etc.

Nachdem wir so einen Ueberblick über die bis jetzt herrschenden Meinungen hinsichtlich des gegenseitigen Verhaltens der Schwimmblase und Lunge gewonnen haben, möchte ich meine eigene Stellung zu dieser Frage in Folgendem kurz präcisiren.

1. Die Schwimmblase von *Lepidosteus* und *Amia* einer- sowie die Lunge des *Polypterus*, der Dipnoer, Amphibien und Amnioten andrerseits entstehen im Bereich eines und desselben Mutterbodens, aus dem Kopfdarm.

2. Dasselbe gilt für den Larynx dorsalis von *Lepidosteus* und *Amia*, sowie für den Larynx ventralis von *Polypterus*, der Dipnoer, Amphibien und Amnioten.

1) M. Sagemehl (l. c.) ist s. 2. mit aller Energie für die ursprünglich ventrale Lage und secundäre Wanderung der Schwimmblase nach der dorsalen Seite eingetreten. Bei den Erythrinen, meint er, habe das Organ selbst bereits seine definitive Lage erreicht, während der Luftgang auf halbem Wege stehen geblieben sei.

3. Für alle unter Nr. 1 und 2 aufgeführten Organe kommt die primitive branchiale, resp. pharyngeale Musculatur und der Vagus in Betracht.

4. Auf Grund des einheitlichen, in der gesammten Circumferenz des Kopfdarmes in gleicher Weise zur Verfügung stehenden Bildungsmateriales und der gleichen Innervation können sich alle die genannten Organe sowohl im dorsalen als auch im ventralen Bezirk des Kopfdarmes entwickeln.

5. Geschieht diese Entwicklung dorsal, so ist das Resultat in der Regel eine Schwimmblase. Dieselbe kann aber, falls sie weit vorn, d. h. im Anschluss an die Branchialregion entsteht, unter dem Einflusse der äussern Lebensbedingungen und unter gleichzeitiger Herausbildung eines mit wichtigen Functionen betrauten Kehlkopfes eine respiratorische Bedeutung gewinnen. In so fern kann sie als Lunge bezeichnet werden, hat aber als solche mit dem gleichnamigen Organ der Amphibien und Amnioten phylogenetisch nichts zu schaffen.

6. Erfolgt jener Ausstülpungsprocess des Kopfdarmes ventralwärts, so ist damit der Ausgangspunkt für eine Lunge im gewöhnlichen Sinne des Wortes gegeben, und unter diesen Gesichtspunkt fällt, nach der morphologischen Seite betrachtet, auch schon das bisher als „Schwimmblase" bezeichnete Organ von *Polypterus*.

7. Der Wanderungshypothese, d. h. einer im Laufe der Stammesgeschichte erfolgten Umlagerung des Larynx dorsalis nach der ventralen Seite, vermag ich nicht zuzustimmen, da mir keine Thatsachen bekannt sind, wodurch sie sich stützen liesse.

Dazu kommt noch der von mir an *Lepidosiren paradoxa* gemachte Befund, wonach hier neben einem Larynx ventralis auch noch die Spuren eines früher vorhandenen dorsalen (Schwimmblasen)-Larynx existiren. Kurz, ich betrachte die ventrale Lage der Lunge als die ursprüngliche, eine Annahme, worin ich auch durch das Verhalten der betr. Gefässverhältnisse des *Polypterus* und der Dipnoer bestärkt werde.

8. Bei den Sturionen, bei welchen der Ductus pneumaticus eine secundäre Verlagerung nach hinten bis in die Magengegend erfahren und sich dadurch dem Gebiet der Branchialregion, so zu sagen, entfremdet hat, kann aus eben diesem Grunde von keinem Kehlkopfe mehr die Rede sein.

Zum Schlusse fasse ich noch die Resultate zusammen, zu welchen

ich durch die Untersuchungen an *Polypterus* und den Dipnoern gelangt bin.

1. Der Eingang zum Kehlkopf findet sich bei *Polypterus* und *Protopterus* genau median, bei *Ceratodus* und *Lepidosiren* dagegen scheinen kleine individuelle Lageschwankungen vorzukommen, derart, dass die betreffende Stelle etwas links oder rechts von der Medianlinie liegen kann.

2. *Polypterus*, *Ceratodus* und *Lepidosiren* besitzen keine knorpeligen laryngealen Stützelemente, wohl aber gewinnen die Kehlkopfwände durch eingelagertes fibröses und elastisches Gewebe einen hohen Grad von Härte und Resistenz. In histologischer Hinsicht stimmt das Gewebe mit den Stützelementen des *Lepidosteus*- und *Amia*-Kehlkopfes überein.

3. Bei *Polypterus* und den Dipnoern, wo sich die Differenzirung der Kehlkopfmusculatur, wie bereits des Nähern ausgeführt wurde, im ventralen Constrictorgebiet vollzieht, liegen bereits Verhältnisse vor, welche zu den niedern Urodelen überleiten.

Auf diese wichtige Thatsache hat auch schon H. B. Pollard [1]) (26) hingewiesen, und sie ist um so bemerkenswerther, wenn man erwägt, dass *Polypterus* (und *Calamoichthys*) die letzten spärlichen Ueberbleibsel der devonischen Gruppe der Crossopterygier repräsentiren, von denen sie nur wenig abweichen. Aus diesem Grunde schon nehmen sie als Dauertypen uralter Formen unser allergrösstes Interesse in Anspruch. [2])

---

1) Er sagt: „In *Polypterus* from the last ceratobranchial to a median raphe extends a broad sheet of muscle supplied by the Ramus recurrens vagi. This sheet in Urodeles becomes differentiated to certain muscles of the larynx. In conclusion it may be stated, that the anterior musculature of *Polypterus* shows on the one hand some characters derivable from the lowest Selachii, on the other hand leads directly to the condition of Urodeles."

2) Ich möchte bei dieser Gelegenheit nicht unterlassen, auf die systematische, bezw. paläontologische Stellung von *Lepidosteus* und *Amia* zu verweisen und halte mich dabei im Wesentlichen an Bashford Dean (3).

Von der Mitte der paläozoischen bis zum Ende der mesozoischen Periode erreichten Formen, welche dem heutigen *Lepidosteus* principiell glichen, ihre Blüthezeit, und sie erhielten sich dank ihrem Hautpanzer auch in fossilem Zustande in tadelloser Weise. Dahin gehören z. B. *Elonichthys* (*Rhabdolepis*) *macropterus*, *Eurynotus crenatus*, *Cheirodus granulosus*, *Semionotus kapffi* und vor allem der massenhaft vorkommende *Palaeoniscus*, der das grösste morphologische Interesse beansprucht, da er eine Mittelstellung

4. Bei *Polypterus* sowohl wie bei *Lepidosteus* macht die von der Regio pharyngea sich ausspinnende, quergestreifte Musculatur im Kehlkopfgebiet nicht Halt, sondern wächst, die ganze Lunge überziehend, caudalwärts aus. Daraus entsteht bei *Polypterus* ein continuirlicher fleischiger Hohlcylinder, während es bei *Lepidosteus* in der Lungenwand bekanntlich zu einer z. Th. segmentalen Anordnung von reich differenzirten Muskelbalken kommt.

Beiderlei Einrichtungen wären wohl werth, von physiologischer Seite aus näher untersucht und auf ihre Bedeutung geprüft zu werden.

5. *Protopterus* stellt hinsichtlich des Entwicklungsgrades seines Kehlkopfes das letzte Glied einer Kette dar, die mit den Crossopterygiern beginnt und deren Zwischenglieder durch *Ceratodus* und *Lepidosiren* repräsentirt werden.

Die relativ hohe Entwicklungsstufe des *Protopterus*-Kehlkopfes spricht sich vor allem durch die Existenz von knorpligen Stützelementen aus. Es handelt sich dabei allerdings im Wesentlichen um Faserknorpel, jedoch ist an manchen Stellen auch die Stufe eines zellenreichen („jugendlichen") Hyalinknorpels erreicht. Allein wenn dies auch nicht der Fall wäre, so läge darin doch kein genereller Unterschied von dem histologischen Verhalten des Kehlkopfes niederer Urodelen, welchen doch Niemand den Besitz eines Kehlkopfes deswegen absprechen wird, weil es sich dabei nur um faserknorplige Elemente handelt.

Nun erhebt sich aber die Frage, woher stammen jene knorpligen Elemente im Kehlkopf von *Protopterus?* Auf den 5. Kiemenbogen können sie nicht zurückgeführt werden, denn derselbe ist bekanntlich bei *Protopterus* als Appendix des Respirationssystems gleichzeitig noch vorhanden.[1])

So bleibt für die Erklärung kein andrer Weg offen, als, vorausgesetzt, dass man an der branchialen Herkunft jener Stützknorpel

einnimmt zwischen den Lepidosteiden einer- und den Sturionen andrerseits.

Zittel bezeichnet die Paläonisciden als „persistente Jugendformen der Lepidosteiden", als deren Vorläufer sie sich auch durch ihre geologische Verbreitung erweisen. Andrerseits können aber die Lepidosteiden auch als Bindeglied zwischen der eigentlichen Gruppe der Ganoiden mit den Crossopterygiern gelten, während *Amia* bekanntlich in mannigfacher Hinsicht zu den Teleosteern überleitet.

1) Andrerseits fehlt dieser Bogen bei *Polypterus*, ohne dass er in phylogenetischer Umbildung als laryngeales Stützelement hier Verwendung gefunden hätte.

principiell festhalten will, dem Gedanken Raum zu geben, es möchte die oralwärts von der Rima glottidis liegende Faserknorpelzunge zusammt dem Ganzen übrigen Knorpelcomplex aus einer Reihe früher vorhandener branchialer Copularia hervorgegangen sein.

Ich muss nun allerdings gestehen, dass mir ein derartiger Erklärungsversuch etwas gezwungen erscheint und dass ich viel eher geneigt bin, an die umgebildeten Reste eines 6. Kiemenbogens im Sinne Drüner's (l. c) zu denken. Noch plausibler aber erscheint es mir, die betreffenden Knorpel auf einen in der Raphe des pharyngealen Constrictors sich abspielenden Chondrificationsprocess, d. h. also auf Muskelwirkung, zurückzuführen.

Diese Auffassung hat auch mein früherer Schüler, Prof. H. H. Wilder, schon geäussert, als er sich vor 14 Jahren mit Untersuchungen über den Kehlkopf beschäftigte. So findet sich in der ersten von ihm publicirten Arbeit (31) folgender Satz:

„The fibro-cartilaginous developments surrounding the Rima glottidis in Dipnoi and in some Ganoids are not homologous of the Arytaenoids, but arise independently on account of the same necessity."

Wo also die Wahrheit liegt, vermag ich vorläufig nicht zu entscheiden, und ich möchte deshalb die Aufmerksamkeit derjenigen, welche im Besitze entwicklungsgeschichtlichen Materiales sind, auf jene wichtigen Verhältnisse lenken.

Ob die von Wilder angenommene Nichthomologie zwischen den laryngealen Stützknorpeln von *Protopterus* und den Aryknorpeln, d. h. der Cartilago lateralis der Amphibien, thatsächlich existirt, ist bis jetzt nicht sicher zu entscheiden. A priori steht der Annahme gewiss nichts im Wege, dass sich auch bei Amphibien die primitive Cartilago lateralis als eine Sehnenverknorpelung bilden kann, ohne dass dabei phylogenetische Beziehungen zu den Kiemenbogen angenommen werden müssen. Hierüber werden also noch weitere Untersuchungen anzustellen sein.

Als wichtigstes Ergebniss der vorliegenden Studien möchte ich endlich noch hervorheben, dass man künftighin in der Wirbelthierreihe mit der Existenz von zwei, in verschiedenen Lageverhältnissen befindlichen, im Bereich des Kopfdarmes gelegenen Kehlköpfen, einem **Larynx ventralis**

und einem **Larynx dorsalis** zu rechnen hat. — Ich ziehe die Bezeichnung „dorsaler" Kehlkopf vor und sage nicht: oberer Kehlkopf, weil dieser Name bekanntlich in der Anatomie der Vögel bereits vergeben ist. Bei den letztern kommt dann noch der untere Kehlkopf (Syrinx) als das eigentliche Stimmorgan in Betracht, und Angesichts dieser Thatsache sind also bei den Vertebraten künftighin drei Kehlköpfe zu unterscheiden.

Literaturverzeichniss.

1. Albrecht, P., Sur la non-homologie des poumons des Vertébrés pulmonés avec la vessie natatoire des poissons, Paris et Bruxelles, 1886.
2. Balfour, F. M., and W. N. Parker, On the structure and development of Lepidosteus, in: Phil. Trans. Royal Soc. (London) 1882.
3. Bashford Dean, Fishes, living and fossil, an outline of their forms and probable relationships, New-York 1895.
4. —, On the dogfish (Amia calva), its habits and breeding. Extr. from the fourth Annual Report of the Commissioners of Fisheries, Game and Forests of the State New-York, 1898.
5. Beard, J., The inter-relationships of the Ichthyopsida, in: Anat. Anz., Jg. 5, 1890.
6. Bischoff, Th., Lepidosiren paradoxa, Leipzig 1840.
7. Boas, J. E. V., Ueber Herz und Arterienbogen bei Ceratodus und Protopterus, in: Morph. Jahrb., V. 6, 1880.
8. —, Lehrbuch der Zoologie, Jena 1890.
9. Gegenbaur, C., Vergl. Anat. der Wirbelthiere, V. 2, 1901.
10. Giacomini. E., Contributo alla conoscenza delle capsule surrenali nei Ciclostomi. Capsule surrenali dei Petromizonti, in: Monit. zool. Ital., Anno 13, 1902.
11. —, Sulla esistenza della sostanza midollare nelle capsule surrenali dei Teleostei, ibid.
12. —, Sopra la fina struttura delle capsule surrenali degli Anfibi e sopra i nidi cellulari del simpatico di questi vertebrati, Siena 1902.
13. Göppert, E., Die Kehlkopfmusculatur der Amphibien, in: Morph. Jahrb., V. 22, 1895.
14. —, Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien, ibid., V. 26 u. 28, 1898 u. 1900.

15. Hyrtl, J., Lepidosiren paradoxa. Monographie, Prag 1845.
16. — Ueber die Schwimmblase des Lepidosteus osseus, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., V. 8, Jg. 1852.
17. Mark, E. L., Studies on Lepidosteus, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, 1890.
18. Müller, J., Anat. der Myxinoiden, Anhang: Erläuterungen zu der Abhandlung über die Schwimmblase, p. 33.
19. —, Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden, Berlin 1846.
20. Owen, R., Description of the Lepidosiren annectens, in: Trans. Linn. Soc. (London), V. 18, 1839.
21. —, Anatomy of Vertebrates, V. 1, Fishes and Reptiles, London 1866.
22. Parker, W. N., On the Anatomy and Physiology of Protopterus annectens, in: Trans. Royal Irish Acad., V. 30, pt. 3, 1892.
23. Pinkus, F., Die Hirnnerven des Protopterus annectens, in: Morphol. Arbeiten, Schwalbe, V. 4, Hft. 2, 1894.
24. Phelps Allis, E., The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia calva, in: Journ. Morph., V. 12, 1897.
25. Pollard, H. B., On the anatomy and phylogenetic position of Polypterus, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat. (vgl. auch in: Anat. Anz., Jg. 6, No. 12, 1891).
26. Röse, C., Beitr. z. vergl. Anat. d. Herzens der Wirbelthiere, in: Morph. Jahrb., V. 16, 1890.
27. Van der Hoeven, Ueber die zellige Schwimmblase des Lepidosteus, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1841.
28. Van Wijhe, J. W., Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus, in: Niederländ. Arch. Zool., V. 5, 1882.
29. Vetter, B., Unters. z. vergl. Anatomie der Kiemen- und Kiefermusculatur der Fische, in: Jena. Z. Naturw., V. 8 u. 12.
30. Wilder, Burt G., Notes on the North American Ganoids, Amia, Lepidosteus, Acipenser and Polyodon, in: Proc. Amer. Assoc. Advanc. Sc. (Detroit), Salem 1876.
31. Wilder, H. H., A contribution to the anatomy of Siren lacertina, in: Zool. Jahrb., V. 4, Anat., 1889.
32. —, The Amphibian larynx, ibid., V. 9, Anat., 1896.
33. —, Studies in the phylogenesis of the larynx. Prelim. Communication, in: Anat. Anz., V. 7, 1892.

Allgemein giltige Bezeichnungen.

Aor Aorta.
Aor. Sch Aortenscheiden.
BS, *BS*^{1} Oral gerichteter Blindsack der Schwimmblase, bezw. der Lunge.
Co, *Co*^{1}, *Co*^{2} M. constrictor pharyngis, resp. laryngis.
** *Co. dors* Dorsaler Abschnitt desselben Muskels.
*** *Co. vent* Ventraler, auf die Schwimmblase übergreifender Abschnitt des Constrictor pharyngis (laryngis).
D Hohe (ventrale) Schicht des M. dilatator laryngis.
D a, *D. a*^{1} Vorderer (oraler) Abschnitt des M. dilatator laryngis.
D. p, *D. p*^{1}, *D. p*^{2} Hinterer (caudaler) Abschnitt des M. dilatator laryngis.
G Glottis.
Kg, *Kg* Kiemenvenen.
L Lunge.
L. Bg Lockeres Bindegewebe.
Lg. Cav Lungencavum.
MD Dach der Mundhöhle.
MB Boden der Mundhöhle.
Muc Mucosa.
Phbr Pharyngobranchialplatten.
Ph. dors } Dorsale und ventrale Wand des Pharynx.
Ph. ventr }
Pro M protractor.
R Eingang der Rima glottidis.
Retr, *Retr*^{1} M. retractor der Pharyngobranchialplatten und des Kehlkopfes.
SB Schwimmblase.
Vag. n Vagus.
I—*V* 1.—5. Kiemenbogen.
1—*3* 1.—4. Kiemenspalte.
1*V*—4*V* 1.—4. Kiemenvene.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Fig. 1—3. *Lepidosteus osseus.*

Fig. 1. Ansicht des Mundhöhlendaches von *Lepidosteus osseus.* Natürl. Gr.

* Septum zwischen Lunge und Pharynx.

Fig. 2. Sagittalschnitt (Medianebene) durch den Kopf von *Lepidosteus osseus.* Natürl. Gr.

Can. vert Canalis vertebralis.
Cav. cr. Cavum cranii.
Cav. or. Cavum oris.
K Kissenartige Verdickung der laryngealen Stützelemente.
Peric. Pericard.
Phar. Pharynx.
SB Schwimmblase.
SS Seitenwand der Glottis = mediale, von Schleimhaut überzogene Wand der laryngealen Stützelemente.
++ Freier, ventraler Glottisrand.
WS Wirbelsäule.

Fig. 3. Muskeln und Nerven des Kehlkopfes von *Lepidosteus osseus.* Ventrale Ansicht. ca. 2 : 1.

Add Mm. adductores arc. branch.
AS, AS Ausgestülpte Lungenpartie.
F, F Furche zwischen dem M. dilatator nnd Constrictor.
Int. arc. d. M. interarcualis obliq. dors.
Ic Incisur, wodurch das orale blindsackartige Schwimmblasenende (*BS*) von der übrigen Schwimmblase scharf abgesetzt wird.
l. W Laterale Schwimmblasenwand.
Phbr[1] Pharyngobranchialplatte, bis auf einen kleinen Rest resecirt.

Ra Mediane Raphe.
Sp Bindegewebiges Septum im Constrictor pharyngis.
Vag N. vagus.
Vag[1] Eintritt desselben in die Schwimmblase.
** Circuläre Bündel der hohen Dilatatorschicht, welche das Uebergangsgebiet zwischen Kehlkopf und Schwimmblase umgreifen.

Tafel 2.

Fig. 4. Muskeln des Kehlkopfes von *Lepidosteus osseus*. 2 : 1. Die hohe (ventrale) Schicht des M. dilatator (*D*) ist z. Th. entfernt, und die ganze ventrale Schwimmblasenwand, deren vordere Grenze bei *g*, *g* angegeben ist, wurde ausgeschnitten. Dadurch eröffnet sich ein Einblick in das Verhalten des auf die dorsale Schwimmblasenwand übergreifenden Constrictor pharyngis (*Co*, *Co* * *dors*).
E, *E* (Pfeil) Eingang in die Blindsäcke der Schwimmblase (*BS*).
K, *K* Kissenartige, von Musculatur übersponnene Hinterenden der laryngealen Stützelemente.
M, *M* Seitliche Muskelbalken der Schwimmblasenwand.
Schn. R Schnittrand der Schwimmblasenwand.
Vag N. vagus, resecirt.

Fig. 5. Muskeln des Kehlkopfes von *Lepidosteus osseus*. ca. 2 : 1. Die Rima glottidis ist caudalwärts durchgeschlitzt, und die lateralen Stützelemente (*SS*) sind weit aus einander gezogen, so dass in der Tiefe die dorsale Partie des Constrictor (*Co*[1] und *Co*[2]) sichtbar wird.
Aor. Aorta.
Retr, *Retr*[1] M. retractor, dessen Zwischensehne bei *ZS* durch den Constrictor durchschimmert.
⁜ Stelle, wo die Fasermassen des Constrictor, Dilatator und Retractor zusammenfliessen.
Vag N. vagus, welcher bei † einen Ast zum M. retractor entsendet.

Fig. 6—9. Querschnitte durch den Kehlkopf von *Lepidosteus osseus*. Vergrössert. No. 6 liegt am meisten oralwärts, die übrigen folgen in caudaler Richtung. *R* liegt ventral, *Aor* dorsal.
⁜ Laterale, aus dicht verfilztem, kernreichem Bindegewebe und aus reichlichem elastischem Gewebe bestehende Stützelemente des Kehlkopfes.
† Dorsales, in der Medianlinie liegendes, aus denselben Fasermassen bestehendes Stützelement des Kehlkopfes.
*, ** Aufsplitterung dar lateralen Stützelemente, caudalwärts von der Stelle, wo die Rima glottidis (*R*) eben zum Abschluss gekommen ist.
Cav. lar. Cavum laryngis.
L. Bg Fibröse Ausstrahlung des M. dilatator.
Muc Mucosa oris.
Muc[1] Mucosa laryngis.
R[1], *R*[1] Seitliche Recessusbildungen des Cavum laryngis.

*R*³ Letzte (caudal liegende) Spur der Rima glottidis, mit dem Cavum laryngis nicht mehr im Zusammenhang.
ZS Zwischensehne des M. retractor (Retr.).

Tafel 3.

Fig. 10—12. Querschnitte durch den Kehlkopf von *Lepidosteus osseus*. Vergrössert. Fig. 10 liegt oral, Fig. 12 caudal. Vgl. die Bezeichnungen von Fig. 6—9 auf Tafel 2.

Auf Fig. 10 und 11 bezeichnen *D* und *V* den in dorsaler und ventraler Richtung allmählich erfolgenden Uebergang des Cavum laryngis in die Schwimmblase (vgl. Fig. 11 und 12, *Cav. SB*).

Fig. 13—17: *Amia calva*.

Fig. 13. Ansicht des Mundhöhlendaches von *Amia calva*. Natürl. Gr.
F Bilat. symmetr. Schleimhautfalten.
Fa Schräg verlaufende Schleimhautfalten an der Grenze von Cavum orale und Cavum pharyngeale.
Ri Rinne, welche caudalwärts in die Glottis (*G*) hineinführt.

Fig. 14. Muskeln des Kehlkopfes von *Amia calva*. Natürl. Gr.
Add Mm. adductores arc. branch.
Co. p. M. constrictor pharyngis (laryngis).
Dil, *Dil*¹ M. dilatator laryngis mit seiner medialen und lateralen Zone.
$\dagger$ bezeichnet den Raum zwischen den beiden medialen Muskelzonen, welcher von einer fibrösen, sehnigen Platte überspannt zu denken ist.

Fig. 15. Muskeln des Kehlkopfes von *Amia calva* nach Entfernung des M. dilatator. Natürl. Gr.
C. a, *Co. a*¹, *Co. a*², *Co. p.* Die verschiedenen Portionen des M. constrictor pharyngis.
Epibr. II Epibranchiale des 2. Kiemenbogens.
*G*¹ Lage der Glottis.
Int. arc. d M. interarcualis obliq. dors.
$\dagger$ Insertionsstelle des Constrictors an der Dorsalfläche der Pharyngobranchialplatten.
* Von eben diesen Platten entspringende Faserzüge des Constrictors.
Retr. und *Aort. Sch* Dorsal liegender M. retractor und Aortenscheide, durchschimmernd gezeichnet.

Fig. 16—17. Querschnitte durch den Kehlkopf von *Amia calva*. Sie folgen ihrer Nummerirung entsprechend in oro-caudaler Richtung.
Cav. lar Cavum laryngis.
Co M. constrictor.
Conc Dichtes, in concentrischen Zügen angeordnetes, submucöses Binde- (elastisches) Gewebe.

Dil M. dilatator.
F Furche der Pharyngealschleimhaut.
Memb Starre fibröse Membran, aus deren Mittelstück ┼┼ (Fig. 16) sich weiter caudalwärts die Stützelemente des Kehlkopfes differenziren (Fig. 17 bei ┼┼).
Muc, *Muc*[1] Mucosa oris (pharyngis) et laryngis.
R Rima glottidis.

Tafel 4.

Fig. 18—19. Querschnitte durch den Kehlkopf von *Amia calva* (vgl. die Bezeichnungen von Fig. 16—17 auf Tafel 3).

Fig. 20—24. *Polypterus bichir.*

Fig. 20. Ansicht des hintern Abschnittes vom Boden der Mundhöhle und der ventralen Pharynxwand von *Polypterus bichir*. Natürl. Gr.
Z. Pl Zahnplatten im Bereich des 4. Kiemenbogens.
⨯⨯⨯ Schleimhautfalte an der Grenze des Cavum oris et pharyngis.

Fig. 21. Die Musculatur im hintern Bereich des Mundhöhlenbodens und der ventralen Pharynxwand von *Polypterus bichir*. Natürl. Gr.
B. br Basibranchiale.
Co (*Add*) Die als Adductor des letzten Kiemenbogenpaares wirkende vordere Portion des M. constrictor pharyngis.
Co (*Dil*) Die als Dilatator glottidis wirkende hintere Portion desselben Muskels.
Lab. R Lippenförmiger Saum der Rima glottidis.
Lev. arc. br Mm. levatores arcuum branch.
Sh Zwischensehne.
Sp Sehnige Naht.
Z Zungenförmige Sehnenplatte.
Z. Pl Zahnplatten (nur in Umrissen gezeichnet. Vgl. Fig. 20).

Fig. 22. Querschnitt durch den Kehlkopf und das vordere Ende der Lunge von *Polypterus bichir*. Vergrössert.
Co (*Dil*) Die als Dilatator glottidis wirkende hintere Portion des Constrictor pharyngis, welcher, sehnig ausstrahlend bei ** und † bis unter die Mucosa oris et laryngis vordringt.
L. Cav Cavum pulmonale.
Muc, *Muc*[1], *Muc*[2] Mucosa oris, laryngis et pulmonis.
MM Aeussere, aus längs- und quer verlaufenden Fasern bestehende Muskelschicht der Lungenwand.
$M^1 M^1$ Innere Quermuskelschicht derselben.
Sph. gl Sphincter glottidis, in directem Zusammenhang mit der Lungenmusculatur.

Fig. 23. Die Musculatur des Kehlkopfes und der vordern Lungenpartie von *Polypterus bichir*.

Ap^2 Arteria pulmonalis, an ihrer Eintrittsstelle in die Lunge durchgeschnitten.
Co (*Add*) und *Co* (*Dil*) Vordere und hintere Partie des Constrictor pharyngis, resecirt.
Coe Cölom.
F Furche, am lateralen Rand des Sphincter glottidis.
MM Aeussere Muskelschicht der Lunge, in welche bei ** Fasern aus dem Sphincter glottidis einstrahlen.
S^1, S^2, S^3 Zwischensehnen von *MM*, welche bei * eine Strecke weit unterbrochen sind.
Sp, Sp^1 Septa des Sphincter glottidis.
Sph. gl Sphincter glottidis.
Z Zungenförmige Sehnenplatte.
† Bindegewebiger Keil, an dessen ventraler Fläche (Pfeil) die rechte und linke Cölomhälfte mit einander communiciren.

Fig. 24. Die vordern Lungenpartien von *Polypterus bichir* von der dorsalen Seite aus geöffnet. Die Bezeichnungen wie auf Fig. 22 und 23.
Bl. S^1 Die Eingänge in die Lungenblindsäcke.
** Die medialen Wände der durchgespaltenen Rima glottidis, seitlich umgeklappt.

Tafel 5.

Fig. 25. Verzweigung des N. vagus an der Lunge und am Kehlkopf von *Polypterus bichir*.
Ap, Ap^1, Ap^2 Arteria pulmonalis.
Ueber die andern Bezeichnungen vgl. die vorhergehenden Figuren und den Text.

Fig. 25—31. *Protopterus annectens.*

Fig. 26. Muskeln des Kehlkopfes und der ventralen Pharynxwand von *Protopterus*.
Dil M. dilatator.
FP Faserknorpelplatte.
KR Kopfrippe.
M Von der Kopfrippe entspringender Muskel.
SP Sehnenplatte.
Zw. S Zwischensehne.

Fig. 27. Querschnitt durch den Kopfdarm von *Protopterus*, im Bereich des Cavum laryngis.
Cav. lar Cavum laryngis.
Cav. phar Cavum pharyngis.
Cv, *Cv* Venae cardinales.
Ch. Sch Chordascheide.
FK Faserknorpelige Stützelemente des Kehlkopfes.
NN Nebennieren.
Peric Herzbeutel.

SH Submucöse Sehnenhaut.
SH[1] Dorsale Fortsetzung derselben.
† Grenze derselben.
Sp. R Spaltraum zwischen dem M. dilatator (*Dil*) und Constrictor (*Co*).
Zw.S Zwischensehne des Constrictor pharyngis.
(Ueber die übrigen Bezeichnungen vgl. Fig. 26.)

Fig. 28. Querschnitt durch den dorsalen Bezirk des Kopfdarms von *Protopterus*.

Bas. cran Basis cranii.
Ch Chorda dorsalis.
SH[1] Fortsetzung der submucösen Sehnenhaut *SH* (vgl. Fig. 27) im Bereich der Nebenniere (*NN*).
† Dorsale Sehnennaht des Constrictor pharyngis (*Co*).
(Ueber die übrigen Bezeichnungen vgl. Fig. 26 u. 27.)

Fig. 29—31. Querschnitte durch den Kehlkopf von *Protopterus*. Sie folgen ihrer Nummerirung entsprechend in oro-caudaler Richtung.

Co Constrictor.
Dil Dilatator.
FK und * Faserknorpelige Stützelemente des Kehlkopfes und des Constrictors.
FP Faserknorpelplatte, oralwärts von der Rima glottidis.
Fal Falte der Mucosa.
Muc Mucosa pharyngis.
Muc[1] Mucosa der Stimmritze.
R Rima glottidis.
SH Submucöse Sehnenhaut, welche bei † ihre Grenze erreicht.
Vest. pulm Vestibulum pulmonis.
Zw. S Ventrale Zwischensehne des Constrictors.

Tafel 6.

Fig. 32—34. Querschnitte durch den Kehlkopf von *Protopterus*. Fig. 32 liegt oral, Fig. 34 caudal. (Vgl. die Bezeichnungen von Fig. 29 bis 31 auf Taf. 5).

Fig. 35—40: *Lepidosiren paradoxa*.

Fig. 35. Ansicht des Mundbodens und des dorsalen Pharynxgebietes von *Lepidosiren*. Die Schleimhaut des Pharynx ist theilweise entfernt.

Co M. constrictor pharyngis, resecirt.
FP Faserknorpelplatte.
KR Kopfrippe.
KSch Kiemenschlitze.
M Muskel, welcher von der Kopfrippe entspringt.

MB Boden der Mundhöhle.
MD Dach der Mundhöhle.
R Rima glottidis.
R^1 Rudiment des Einganges zur Schwimmblase, von 2 Längswülsten (┼┼) der Schleimhaut umsäumt. Die Wülste setzen sich am Gaumendach bis * in einen Sehnenstreif fort.
S Schnittrand der Mucosa pharyngis.
Skel Durchschnittene Theile des Kopfskelets.
III—*V* Die dorsalen Abschnitte des 3.—5. Kiemenbogens.

Fig. 36—40. Querschnitte durch den rudimentären dorsalen Kehlkopf, d. h. durch die Gegend des ehemaligen Einganges in die Schwimmblase von *Lepidosiren*.

Aor Aorta, *Aor. Sch* Dicke Aortenscheide.
Co Constrictor pharyngis (dorsale Partie).
Cv, *Cv* Venae cardinales.
Muc Mucosa pharyngis.
R Letzte Spur einer Rima glottidis (dorsalis).
Sp Dickes fibröses Septum zwischen Aorta und der (dorsalen) laryngealen Sehnenplatte, bezw. dem Constrictor phar.
Zw. S Mediane Zwischensehne der dorsalen Partie des Constrictor phar.
┼┼ Letzter Rest der laryngealen Sehnenplatte mit Verhornung am freien Rande.
** Grenze der Mucosa pharyngis am lateralen Rande der laryngealen Sehnenplatte.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Ueber Amoeba viridis Leidy.

Von

Dr. **August Gruber,**
a. o. Professor in Freiburg i. Breisgau.

Hierzu Taf. 7.

Ich habe schon mehrmals Notizen[1]) über eine Amöbe gebracht, welche durch die Anwesenheit einer Menge von Zoochlorellen in ihrem Protoplasma lebhaft grün gefärbt erscheint. Wie damals schon bemerkt, wurde mir seiner Zeit von Prof. Wilder aus Chicago in einem Briefe getrocknetes Sphagnum zugesandt. Nach Uebergiessen mit vollständig organismenfreiem Wasser aus der hiesigen Wasserleitung entwickelten sich bald eine Menge von verschiedenen Rhizopoden, alles bekannte Formen, die in Nordamerika von Joseph Leidy schon aufgefunden und in seinem bekannten Werke „Fresh Water Rhizopods of North America" (Washington 1879) beschrieben worden waren. Es sind dies dieselben Formen, die auch bei uns in Europa vorkommen und als Kosmopoliten auch in andern Welttheilen im Süsswasser aufgefunden werden.

Bekanntlich gehen alle Rhizopoden und Infusorien in kleinen Glasbehältern bald zu Grunde, wenn man sie sich selbst überlässt

1) Amöbenstudien, in: Ber. naturf. Ges. Freiburg, V. 8, 1894. — Ueber grüne Amöben, ebenda, V. 11, Heft 1, 1899.

und sie nicht füttert. Auch in der freien Natur pflegen blühende Colonien von solchen Einzelligen so plötzlich zu verschwinden, wie sie aufgetreten sind. In dem kleinen Glase, in welchem sich die amerikanische Fauna entwickelt hatte, blieben schliesslich nur noch 2 Arten von grössern Protozoen übrig, *Paramaecium bursaria* und eben diese Amöbe, beides Formen, welche Zoochlorellen als ständige Commensalen in sich beherbergen.

Dass das grüne *Paramaecium bursaria* nach dem Absterben der andern Infusorien in einem Zimmeraquarium übrig bleibt, ist eine Beobachtung, die wohl jeder schon gemacht hat, der sich mit dem Studium von Süsswasserprotozoen beschäftigt hat.

Schon daraus kann ohne Weiteres entnommen werden, dass die Anwesenheit der grünen Algen es sein muss, welche diese Organismen widerstandsfähiger macht als die ihnen verwandten Arten ohne Zoochlorellen. Heute sind es mehr als 10 Jahre, dass sich die Amöben amerikanischer Abkunft in meinem kleinen, nur einige 100 g Wasser enthaltenden Aquarium entwickelt haben, und ich möchte jetzt, nachdem ich sie mehrfach zu allerlei Beobachtungen benützt habe, eine kurze Beschreibung ihres Baues geben. Ich glaube, dass ich meine Amöbe auf eine Form zurückführen kann, die Leidy [1]) vor 30 Jahren kurz erwähnt und *Amoeba viridis* genannt hat. Er sagt: „Bright green from the multitude of contained chlorophyl balls. Form of body irregularly stellate, with thick conical pseudopods projecting in all directions. Sarcodic substance colorless and finely granular. Neither nucleus nor vacuoles were observable. Movements slow. The body occupied a space of about $^1/_{10}{}^{\text{th}}$ mm. The chlorophyl grains are nearly of uniform diameter and measure the $^1{}_{250}{}^{\text{th}}$ mm." Man wird sehen, dass diese Beschreibung sich vielfach mit der meinigen deckt. Es ist allerdings mit dem Bestimmen und Taufen einer Amöbe eine schlimme Sache. Ich habe zwar selbst seiner Zeit eine ganze Reihe von Arten der Gattungen *Amoeba* und *Pelomyxa* beschrieben und habe auch diagnostische Merkmale zum Bestimmen derselben angegeben, auch haben andere Forscher, wie z. B. Schaudinn [2]) und Pénard [3]), meine Diagnosen bestätigend, dieselben

1) In: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, 1874, p. 167.

2) Schaudinn, Ueber Kerntheilung mit nachfolgender Körpertheilung bei Amoeba crystalligera Gruber, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, V. 38, 1894. — Ders., Ueber die Theilung von Amoeba binucleata Gruber, in: SB. Ges. naturf. Frde. Berlin, Jg. 1895, No. 6.

3) Faune rhizopodique du bassin du Léman, Genève 1902.

Formen wieder aufgefunden; trotzdem bin ich vollkommen der Ansicht, die Schaudinn[1]) kürzlich ausgesprochen hat, dass es ein Irrthum ist, die Amöben der Zoologen für eine wohlgeordnete und gut charakterisirte Gruppe des Protozoen-Systems zu halten. „Dies ist leider keineswegs der Fall, vielmehr ist die systematische Kategorie der Amoebaea ein durchaus künstlicher Nothbehelf, ein Sammeltopf der heterogensten Elemente, aus dem wohl hier und da eine Form, deren Entwicklung man bruchstückweise kennen lernt, herausgenommen wird, in dem aber zur Zeit ein solches Chaos herrscht, dass noch viele Jahre angestrengter Forschung nöthig sein werden, um eine auf natürlichen Verwandtschaftsverhältnissen basirende Anordnung zu schaffen.“ Nun fehlt mir aber gerade bei meiner *Amoeba viridis* jeder Anhaltspunkt über die Art ihrer Entwicklung. Seit 10 Jahren habe ich keine Andeutung der Vermehrungsarten gefunden, wie sie jetzt, besonders durch die vorzüglichen Arbeiten Schaudinn's, bekannt geworden sind. In dieser langen Zeit scheinen sich die Glieder der Colonie nur durch einfache Zweitheilung vermehrt zu haben; aber auch darüber stehen mir genaue Beobachtungen nicht zu Gebote.

Gern hätte ich noch länger gewartet, ob nicht doch einmal der Eintritt einer Entwicklungsperiode Aufschluss über die Stellung und das Wesen dieser Amöben-Colonie gebracht hätte, aber plötzlich, nachdem dieselbe so viele Jahre ruhig fort vegetirt, ist ihrem Dasein ein Ende gesetzt worden. Eine Pilzkrankheit hat die Kerne der Amöben befallen und allmählich alle Individuen zum Absterben gebracht. Daher will ich das bisher Beobachtete, trotzdem es so unvollständig ist, zum Abdruck bringen. Vielleicht werden andere, welche die *Amoeba viridis* wieder auffinden, das Bild vervollständigen. Die *Amoeba viridis* hat im Allgemeinen den Typus der *Amoeba proteus*, unterscheidet sich aber durch die Anwesenheit der Zoochlorellen und durch die Gestalt des Kernes doch wesentlich von dieser. Auch die Pseudopodien sind spitzer zulaufend als bei ersterer.[2]) So schwierig es auch ist, die zahllosen Amöbenformen aus einander zu halten, mögen sie nun selbständige Organismen oder nur Entwicklungszustände anderer einzelliger Thiere oder Pflanzen sein, so bekommt man doch durch

1) Schaudinn, Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden, in: Arb. Gesundheitsamt, V. 19, Heft 3, 1903.

2) Leidy, l. c.

lange Beschäftigung mit ihnen, ich möchte sagen, ein Gefühl für die Artunterschiede, wenn man dieselben auch nicht immer präcis ausdrücken kann.

Sehr schön zeigt sich dies an den Textillustrationen, die Pénard in seinem grossen Werke über die Rhizopodenfauna des Genfer Sees [1]) wiedergegeben hat. Wie der japanische Künstler oft mit wenigen Strichen die charakteristische Gestalt und Bewegungsart eines Vogels darzustellen weiss, so hat Pénard mit einfachen Strichen und Punkten das Typische der einzelnen Amöbenarten zu treffen verstanden. Auch Leidy [2]) hat in seinem Rhizopodenbuche das Charakteristische der äussern Gestalt der Amöben gut zu treffen gewusst, und so lässt sich auch in seiner fig. 26 auf tab. 4 unschwer die *Amoeba viridis* erkennen; doch nimmt er keinen Bezug auf seine frühere, oben wiedergegebene Notiz.

Leidy nennt sie „an amoeboid animal, which moved slowly and contained a multitude of scatterd chlorophyl grains of nearly uniform size. A similar specimen was observed occupying a space of 0,18 by 0,1 mm. with nucleus and contractile vesicle".

In Fig. 1 der beigegebenen Tafel habe ich eine *Amoeba viridis* dargestellt in der Gestalt, wie sie gewöhnlich beobachtet wird, handförmig mit lappigen, spitz zulaufenden, auf der ganzen Oberfläche austretenden Pseudopodien. Sehr häufig sind die Amöben auch lang ausgestreckt, oft in der Mitte eingeschnürt, als wollten sie sich theilen. Das Protoplasma ist sehr körnerreich und leicht flüssig, so dass man die Strömung desselben immer sehr schön beobachten kann, sei es, dass die Körner in das Pseudopodium hereinstürzen oder dass die ganze Amöbe sich fliessend nach einer Richtung hin bewegt. Eine Wabenstructur, die wohl vorhanden sein wird, konnte ich auch mit der stärksten Zeiss'schen homogenen Immersion nicht erkennen. Ausser den Protoplasmakörnchen sind durch den ganzen Körper gleichmässig vertheilt die Zoochlorellen. Diese, eine kleinere Art als die im *Paramaecium aurelia* lebende, sind gewöhnlich in grosser Anzahl vorhanden und meist von einerlei Grösse, wie dies die Figg. 1 und 2 veranschaulichen. Die Zoochlorellen vermehren sich in der Amöbe, und ich habe in Fig. 3 bei starker Vergrösserung solche Theilungsstadien abgebildet.

1) l. c.
2) l. c.

Schon ohne Anwendung von Druck ist der Kern deutlich zu sehen (Fig. 1). Er ist in der Einzahl vorhanden und hat den sogenannten bläschenförmigen Bau, nämlich einen grossen runden Binnenkörper im hellen Kernsaft liegend. Ich habe ungezählte Amöben lebend beobachtet und präparirt, nie habe ich den Kern anders gefunden. Der rasch mit absolutem Alkohol abgetödtete und mit Pikrokarmin gefärbte Kern entspricht vollkommen dem lebenden.

Auch die contractile Vacuole ist meist sehr deutlich zu sehen, so dass die Amöbe, wenn man von den Zoochlorellen absieht, so recht als Typus angesehen werden kann und sich als Demonstrationsobject vorzüglich eignet.

In den ersten Jahren habe ich keine Nahrungskörper in den Amöben gesehen, ausser wenn ich sie fütterte, in der letzten Zeit aber haben sich in den Gläsern kleine einzellige Algen, wahrscheinlich Protococcaceen, mit einem deutlich sichtbaren röthlichen Oeltropfen in Massen entwickelt. Sie sind bedeutend grösser als die Zoochlorellen der Amöben und für gewöhnlich nicht grün, so dass sie mit diesen nicht zu verwechseln sind. Es unterliegt keinem Zweifel, dass die grünen Amöben diese Organismen als Nahrung benützten. Ich fand sie in der letzten Zeit zahlreich in den Amöben und mehrmals offenbar im Stadium des Verdautwerdens, wie die Fig. 2 es zeigt. Damit ist bewiesen, dass die grünen Amöben trotz der Zoochlorellen und des sonst pflanzlichen Lebens ihre Thiernatur nicht verloren haben. Wenn ihnen Gelegenheit dazu geboten wird, nehmen sie Nahrung begierig auf und verdauen dieselbe. Sehr deutlich konnte ich dies nachweisen, als ich Amöben mit einer grossen Menge der *Euglena sanguinea* zusammenbrachte. Schon am andern Tage hatten die Amöben von den Euglenen gefressen, und das rothe Pigment war im ganzen Körper in grössern Ballen vertheilt. Trotzdem die Amöben viele grüne Zellen enthielten, war die rothe Farbe doch sofort sichtbar. Uebrigens habe ich öfters Amöben beobachtet, wo ein Haufen von Zoochlorellen in einer Vacuole enthalten war (Fig. 4), und nicht nur dies, sondern die grünen Algen zeigten auch manchmal offenbar Spuren der Auflösung (Fig. 5). Dies lässt die Vermuthung aufkommen, dass die Commensalen nicht nur durch die Wirkung ihres Chlorophylls zur Erhaltung des Wirthes beitragen, sondern von demselben auch als Nahrung benützt, in Nahrungsvacuolen verdaut werden können.

Die *Amoeba viridis* ist also jedenfalls keine reine Pflanze geworden, wenn sie auch offenbar lange Zeiträume hindurch wie eine Pflanze vegetiren kann. Ich habe auch jetzt wieder, wie früher schon, Amöben in ganz kleinen Wassermengen in Uhrschälchen und auf Objectträgern Monate lang gehalten, was bei andern Rhizopoden ohne besondere Fütterung und ohne Vorkehrungen, um dem Wasser den nöthigen Sauerstoff zuzuführen, nicht möglich wäre. Uebrigens halten sich die grünen Amöben auch im Dunkeln lange Zeit. Ich habe sie auch viele Wochen lang in Uhrschälchen frisch erhalten; das Grün verschwindet mehr und mehr, und die Zoochlorellen würden dann schliesslich mit den Amöben zu Grunde gehen. Mehrere ganz abgeblasste Amöben, die nicht mehr sehr lebensfrisch waren, erholten sich am Lichte rasch wieder und waren bald wieder ganz grün. Ich habe mich übrigens an anderm Orte über diese Versuche schon ausgesprochen und möchte jetzt nur wiederholen, dass ich in den 10 Jahren, seit ich diese Amöbencolonie züchte, nie geschlechtliche Fortpflanzung habe beobachten können.

Während nun die Colonie die zehn Jahre her sich immer frisch und im wahren Sinn des Wortes grünend erhalten hat, begann dieselbe vor einiger Zeit plötzlich an Zahl abzunehmen. Unter dem Mikroskope zeigten die Amöben die lebhafte Pseudopodienbewegung nicht mehr, und viele waren kuglig zusammengezogen. Bei näherer Untersuchung zeigte sich der Kern gewöhnlich ausserordentlich vergrössert und mit unregelmässigen Ballen erfüllt (Fig. 6). Es unterlag keinem Zweifel, dass es sich um eine Erkrankung des Kernes handelte, die zur Zerstörung desselben und zum Tode der Amöbe führte. Pathologische Veränderungen der Kerne bei Protozoen, hervorgerufen durch parasitische Organismen, sind schon öfters beobachtet worden. Eine eingehende Arbeit über Kern- und Plasma-Parasiten hat Dangeard herausgegeben[1]): er beschreibt darin sehr genau einen solchen aus der *Amoeba verrucosa*. Diese *Nucleophaga amoebae* Dang. war es aber nicht, die in meinen Zuchtgläsern die Epidemie hervor rief, sondern ein ganz anderer, pilzartiger Parasit.

Die Krankheit tritt rasch auf, und man erkennt sie zuerst daran, dass der Kern hypertrophisch wird, der Kernkörper verschwindet und unregelmässige Ballen dann das Kerninnere erfüllen

1) Dangeard, P. A., Parasites du noyau et du protoplasma, in: Le Botaniste (4), Poitiers 1894/95.

(Fig. 6). Wenn dann später der Kern das Vielfache seines normalen Umfangs erreicht hat, sieht man ihn dicht gefüllt mit kleinen Körnchen oder Kügelchen (Fig. 7). Bei Druck und wenn man den Kern zum Platzen bringt, strömen die Pilze heraus, wie kleine regelmässige Kreuzchen erscheinend (Fig. 8). Es sind Gruppen von sechs Körnern, wie man bei stärkerer Vergrösserung leicht erkennen kann (Fig. 9).

Ueber das spätere Schicksal dieser Pilze kann ich nichts angeben; ich glaube sie im freien Wasser nach Zerfall der von ihnen getödteten Amöben auch gesehen zu haben.

Eigenthümlich war das Auftreten der Krankheit. Ich hatte die *Amoeba viridis* schon seit Jahren in zwei Glasgefässen von einigen hundert Gramm Wasser vertheilt und ausserdem noch eine Anzahl Individuen in einem grössern Uhrschälchen isolirt. Obgleich nun die Gläser von einander getrennt standen und mit Glasdeckeln versehen waren, befiel die Krankheit doch nach einander die Amöbencolonien, und zwar trat sie in Abständen von wenigen Wochen in den drei genannten auf, um so den ganzen Bestand zu decimiren. Es machte beinahe den Eindruck, wie wenn alle Amöben, die ja doch sämmtlich von den wenigen, vielleicht auch nur von einem aus Amerika importirten Urahnen abstammten, zu gleicher Zeit die Resistenzfähigkeit gegen diesen Krankheitserreger verloren hätten, der wohl im Wasser schon lange vorhanden war.

Der Pilz befällt sehr rasch die ganze in einem Glase befindliche Amöbencolonie, während die zugleich mit ihnen lebenden Individuen von *Paramaecium bursaria* ganz immun bleiben.

Nach einigen Wochen fand ich in dem betreffenden Glasgefäss fast nur noch Amöben, wo der Kern durch die Pilze zerstört war, die überhaupt keine Spur eines Kernes mehr besassen.

Dangeard sagt sehr richtig, dass man durch die Einwirkung der Kernparasiten ein Mittel an der Hand habe, um Einzellige in kernlosem Zustande zu beobachten, was man bisher nur durch operatives Eingreifen gekonnt hat. Bei den Amöben, wo der Kern durch die *Nucleophaga* verdrängt worden ist, bestätigt Dangeard die früher schon festgestellte Thatsache, dass Kernlosigkeit nicht unmittelbar den Tod herbeiführt; die Amöben fahren fort zu leben; sie bewegen sich mittels ihrer Pseudopodien; sie nehmen Nahrung auf und ver-

dauen dieselbe: „les fonctions ne paraissent avoir subi aucune perturbation sensible".

Ich kann dies auch bestätigen, in so fern ich Exemplare von *Amoeba viridis* gesehen habe, bei welchen der hypertrophische Kern von parasitären Massen ganz erfüllt war, ohne dass in der Structur und der Bewegung des Protoplasmas des Rhizopoden eine Veränderung zu erkennen gewesen wäre; auch waren in einer Verdauungsvacuole mehrere Algen in verschiedenen Zuständen des Zerfalls zu sehen (Fig. 7). Anders war es bei denjenigen der erkrankten Amöben, bei welchen der Kern überhaupt verschwunden war. Diese Individuen, welche kurz vor dem Aussterben der Colonie die Mehrzahl bilden, sind kuglig zusammengezogen und wie gelähmt. Sie leben zwar noch längere Zeit, und man sieht auch ab und zu an der kugligen Oberfläche Pseudopodien austreten; die Bewegungen sind aber so langsame, dass man bei starker Vergrösserung einen Plasmafortsatz lange betrachten muss, ehe man eine Gestaltveränderung beobachten kann. Bei einiger Uebung kann man die ganz kernlosen Exemplare auch bei schwacher Vergrösserung an dem vollkommen veränderten Gesammthabitus sofort erkennen. Dazu gehört das vollkommene Fehlen von Nahrungskörpern in unserm Falle. Es ist ja auch natürlich, dass bei einem lang andauernden Fehlen des Kerns, des wichtigsten Lebensorgans, die Lebenskraft schwinden muss, zumal hier, wo es sich um eine Erkrankung des Körpers handelt. So kam es denn auch, dass die Amöben im Laufe einiger Wochen dem Tode anheim fielen. Uebrigens giebt es auch auf dieser niedersten Stufe des Lebens individuelle Unterschiede im Verhalten gegen Krankheitserreger, denn heute, wo die Amöben in ihrer Mehrheit zu Grunde gegangen sind, finde ich unter den letzten, vom Pilze inficirten Individuen ab und zu noch eines mit vollständig normalem Kerne und mit allen Anzeichen frischen Lebens. Wie Dangeard konnte ich also den Satz bestätigen, dass die vegetativen Functionen durch Entfernung des Kernes zunächst nicht alterirt werden. Dass natürlich eine kernlose Zelle früher oder später zu Grunde gehen muss, ist selbstverständlich. Wie lange es dauert, bis die Lebenskräfte erlöschen, das hängt ausser von der Art des operativen Eingriffes oder in unserm Falle dem Wesen und der Wirkung des Parasiten auch von der Construction des betreffenden Organismus ab. Bei der *Amoeba viridis* dauert es lange, bis die kernlos gewordenen Individuen dem Tode anheim fallen, und wir gehen wohl nicht fehl, wenn wir annehmen, dass auch in diesem Fall die

Anwesenheit der Zoochlorellen es ist, welche die Amöbe so lange lebensfähig erhält. Die Sauerstoffentwicklung dieser Algen muss wie im gesunden Thiere, so auch im kranken einen wesentlichen Einfluss auf die Lebensfunctionen ausüben. Vom Tode, herbeigeführt durch Auflösung des kernlos gewordenen Protoplasmakörpers, kann aber auch dieses Lebenselixir die grünen Amöben nicht erretten.

Freiburg i. Br., Ende Juni 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 7.

Fig. 1. Eine *Amoeba viridis* mit deutlich sichtbarem Kern und contractiler Vacuole. Diese und die folgenden Figuren sind gewissermaassen im optischen Längsschnitt gedacht oder so, wie die Amöben etwa bei starkem Deckglasdruck aussehen würden.

Fig. 2. Eine Amöbe, welche in 2 Nahrungsvacuolen *n. vac* einzellige Algen aufgenommen hat, die theilweise in Zerfall begriffen sind.
n Kern, *vac* contractile Vacuole.

Fig. 3. Ein Pseudopodium bei stärkster Vergrösserung. Eine Zoochlorelle in Viertheilung begriffen.

Fig. 4. Ein Haufen von Zoochlorellen in einer Vacuole.

Fig. 5. Eine Verdauungsvacuole mit theilweise zerfallenen Zoochlorellen.

Fig. 6. Ein inficirter hypertrophischer Kern mit geballtem Inhalt.

Fig. 7. Eine Amöbe, deren Kern (*n*) ausserordentlich vergrössert und dicht mit den parasitischen Pilzen erfüllt ist. Das Thier ist sonst vollkommen frisch und bewegungsfähig.
n. vac eine Nahrungsvacuole.

Fig. 8. Ein inficirter Kern zerdrückt; die Parasiten strömen heraus.

Fig. 9. Eine Anzahl dieser Pilze bei stärkster Vergrösserung.

Uebersetzungsrecht vorbehalten.
Nachdruck verboten.

Künstliche Parthenogenese.

Von

Dr. **Alexander Petrunkewitsch,**
Privatdocent an der Universität Freiburg i. Br.

Hierzu Taf. 8–10 und 8 Abbildungen im Text.

Inhalt.

1. Einleitung.
2. Historisches zur Frage von der Individualität der Chromosomen. Zur Kritik der Boveri'schen Anschauung.
3. Das Verhalten der Chromosomen bei der künstlichen Parthenogenese der Seeigel.
4. Historisches zur Frage von dem Centrosom. Bau, Theilung, Individualität und „de novo"-Bildung des Centrosoms.
5. Das Verhalten des Centrosoms bei der künstlichen Parthenogenese der Seeigel. Centrosomen und Cytastere.
6. Das Wesen der künstlichen Parthenogenese und ihre Beziehungen zur natürlichen Parthenogenese.

Literaturverzeichniss.

Erklärung der Abbildungen.

1. Einleitung.

Unter den verschiedenen Fragen, mit denen sich die Biologie gegenwärtig beschäftigt, nimmt einen der hervorragendsten Plätze

die künstliche Parthenogenese ein. Fast möchte man sagen, dass es jetzt Mode geworden ist, über Merogonie und künstliche Parthenogenese, die zwei Formen der künstlichen einelterlichen Fortpflanzung, zu arbeiten, denn thatsächlich bringt uns fast jeder Monat eine grössere oder kleinere Untersuchung, die sich mit den in Rede stehenden Fragen befasst. Während es früher hauptsächlich die Methoden waren, die das Hauptinteresse der verschiedenen Forscher auf sich lenkten, drängen sich jetzt, nachdem wir nun mit einer erheblichen Zahl sehr gut brauchbarer Flüssigkeiten bekannt geworden sind, die innern Vorgänge des in künstlichen Bedingungen sich entwickelnden Lebens in den Vordergrund. Es sind dies die Fragen nach dem Verhalten der Chromosomen, Centrosomen und des Eiplasmas, und mit ihnen im Zusammenhang die Frage nach dem Wesen der künstlichen Fortpflanzungsweisen. Denn damit, dass die Ursache der künstlichen, unter normalen Bedingungen unmöglichen Fortpflanzung in verändertem osmotischen Druck, chemischer Einwirkung oder sonst etwas zu suchen sei, ist die Frage nach dem Wesen dieser Erscheinung durchaus noch nicht erledigt, vielmehr wird sie durch solche Erkenntniss erst aufgeworfen. Könnten wir alle Folgen, die durch die veränderten Bedingungen hervorgerufen werden, mit voller Sicherheit feststellen, so wäre vielleicht in der Zukunft auch die Möglichkeit gegeben, zu entscheiden, warum eben diese Veränderungen die künstliche Entwicklung hervorrufen. Erst dann hätten wir ein volles Bild von den Kräften und Wirkungen, die dabei in Betracht kommen, erhalten; aber auch aus den Folgen allein können wir gewisse Schlüsse ziehen, und der Vergleich mit den natürlichen Fortpflanzungserscheinungen erlaubt uns, tiefer in das Wesen auch dieser letztern hinein zu blicken.

Das war der leitende Gedanke bei meiner Arbeit; das vergleichende Studium der verschiedenen Erscheinungen ist meiner Meinung nach das einzige Mittel, schon jetzt der Lösung der Frage näher zu treten. Die Aehnlichkeiten und Unterschiede fallen dann besonders auf und behüten uns vor dem Betreten eines falschen Weges. Es war somit nicht meine Absicht, die Zahl der schon erschienenen Schriften um eine neue zu vermehren, in der ich eine neue Methode zur Erzeugung der künstlichen Parthenogenese gebe; vielmehr habe ich absichtlich mit schon bekannten Methoden die Untersuchung unternommen, um an den von andern Forschern bereits erzielten Resultaten meine eignen prüfen und sie besser controlliren zu können. Auf diese Weise gewann meine Arbeit an Sicher-

heit, da ich mir nicht mehr die Aufgabe stellen musste, eine zum Experimentiren brauchbare Salzlösung zu erfinden, sondern von verschiedenen angegebenen Lösungen diejenigen gewählt habe, welche als besonders gut von ihren Entdeckern empfohlen werden und die auch von verschiedenen Forschern schon gebraucht wurden, um die innern Zellvorgänge zu untersuchen. Sobald ich sah, dass ich wirklich künstliche Parthenogenese erzeugen konnte, und nicht nur parthenogenetische Blastulae, sondern auch Plutei erhalten hatte, beschränkte ich die Zahl der Lösungen auf drei, die sich als besonders gut erwiesen und die ich weiter unten angebe. Auch einige Versuche über Merogonie wurden gemacht, mussten aber bald wegen Mangel an Zeit wieder aufgegeben werden.

Die Thatsache der künstlichen Parthenogenese kann nicht mehr angezweifelt werden, und der Hohn, mit dem Viguier Loeb überschüttet, wird jeden nüchternen Forscher kühl lassen, der die schönen Arbeiten von Loeb, Morgan, Wilson u. v. A. gelesen hat und mit den Methoden des exacten Experimentirens vertraut ist. Ich selbst habe im Laufe von mehreren Wochen täglich Experimente gemacht und unter den zahllosen Versuchen nur einen als misslungen verzeichnet, da eine Verunreinigung des Seewassers mit reifem Seeigelsperma constatirt wurde. Der Einwurf von Viguier, es handle sich hier um natürliche und nicht um künstliche Parthenogenese, ist nur allzu leicht zu widerlegen, und es würde sich somit kaum lohnen dies hier zu erwähnen. Wenn ich es trotz dem thue, so geschieht das nur, um mich selbst gegen ähnliche Einwürfe, die eventuell gemacht werden könnten, von vorn herein zu schützen.

Spontane Parthenogenese bei den Echinodermen in der Natur ist durchaus nicht ausgeschlossen. Schon Greeff hat sie bei Seesternen beobachtet, und Viguier mag durchaus Recht haben, wenn er parthenogenetische Entwicklung bei verschiedenen Seeigeln constatiren zu können glaubt. Seine Versuche scheinen auch einwandsfrei zu sein und sind auch bis zu einem gewissen Grade von Ariola bestätigt worden. Muss aber die Erscheinung, die in Algier und Neapel beobachtet wurde, auch für andere Gegenden zutreffend sein? Giebt es nicht schon Beispiele genug von einer ganz auffallenden Verschiedenheit, wie z. B. die Fortpflanzungsweise bei *Apus*, der nur in ganz bestimmten Gegenden getrenntgeschlechtliche Generationen erzeugt, während er sonst in ganz Europa sich nur parthenogenetisch vermehrt? Und könnten denn da die Controllversuche nicht als beweisend genug gelten? Ich selbst habe solche

Controllversuche immer gemacht, konnte aber nie irgend welche parthenogenetische Entwicklung beobachten. Die Eier verhielten sich durchaus indifferent und zeigten nicht einmal eine Andeutung einer Theilung, zerfielen vielmehr am zweiten oder schon am nächsten Tage. Dieser körnige Zerfall begann immer an der Peripherie und schritt erst allmählich in die Tiefe, so dass im Innern des Eies noch lange eine unzerstörte Centralpartie sichtbar blieb. Solche Bilder erinnern lebhaft an diejenigen, welche man erhält, wenn ein Versuch der künstlichen Parthenogenese misslungen ist und die Eier, anstatt sich zu entwickeln, allmählich absterben. Der einzige Unterschied besteht darin, dass in den Eiern, die der Einwirkung künstlicher Salzlösungen unterworfen waren, vor ihrem Zerfall noch vielfache Strahlungen gebildet werden, die aber dann auch allmählich verschwinden, noch bevor der Zerfall eintritt, oder als Centren für Plasmatheilungen ohne die Betheiligung des Eikernes dienen, um schliesslich doch gewöhnlichem Körnchenzerfall Platz zu machen. Der Process ist also in beiden Fällen ungefähr der gleiche und führt zum gleichen Resultate: dem Tode des Eies. Wir können somit behaupten, dass in Rovigno wenigstens, wo ich meine Experimente machte, die Seeigel im Freien sich nur auf geschlechtlichem Wege vermehren und natürliche Parthenogenese dort vollständig ausgeschlossen ist.

Der Vorwurf einer nicht beabsichtigten und unbemerkt gebliebenen Befruchtung kann auch nicht erhoben werden, da, wie bekannt, das Auftreten der Dotterhaut nur bei Befruchtung möglich ist. Dieselben Controllversuche, welche gegen die natürliche Parthenogenese als Beweis dienten, zeugten auch von dem Ausbleiben der Befruchtung. Ich befolgte dabei nach Möglichkeit die Vorschriften von Loeb und Yves Delage, nur dass ich keinen Gehülfen bei den Experimenten hatte. Die Seeigel wurden längere Zeit in fliessendem Süsswasser ausgewaschen, die Instrumente nach jeder Operation sterilisirt, wenn zufälliger Weise ein Männchen anstatt eines Weibchens geöffnet wurde. Letzteres passirte übrigens nicht sehr häufig, Dank einer Beobachtung von Herrn Kossel, dem Inspector der Zoologischen Station in Rovigno, der die Güte hatte, sie mir mitzutheilen. Die Männchen von *Strongylocentrotus lividus* (und an dieser Form machte ich alle meine Experimente) haben die sonderbare Gewohnheit, sich im Freien mit verschiedenen Gegenständen zu belasten. Man sieht diese schönen Thiere im Adriatischen Meere stellenweise zu Tausenden an grossen Steinen oder auf Sand sitzen.

Dem Beobachter fallen dann sofort viele Thiere auf, die auf den Stacheln Steinchen oder Muscheln tragen: dies sind fast unfehlbar Männchen. Thiere, die lange Zeit in Gefangenschaft zugebracht haben, büssen diese Eigenschaft ein, und dann sind die Männchen nicht von den Weibchen zu unterscheiden. Uebrigens sind solche Thiere zu Experimenten auch aus andern Gründen nicht gut oder gar nicht brauchbar.

Die Eier jedes Weibchens wurden in mehrere Portionen eingetheilt: eine Portion diente immer zur Controlle der sämmtlichen übrigen, um gegen zufällige Befruchtung sicher zu sein. Auch wurde in allen Fällen gut durchgekochtes und filtrirtes Seewasser gebraucht, das vermittels Zusatz von destillirtem Wasser auf die ursprüngliche Concentration zurückgebracht wurde. So war jede Infection mit Samen vermieden, und der einzige schon erwähnte Fall dürfte vielleicht auf einen hermaphroditischen zurückzuführen sein, wie solche schon von Viguier beschrieben worden sind. Die andern Portionen wurden in verschiedene Glasschalen in die für sie alle stets gleiche Salzlösung gebracht. Nun wurden die Eier nach und nach conservirt, jede Viertelstunde eine Portion. Eine Portion wurde aber stets, nach fünfstündigem Verweilen in der Salzlösung, in nach obiger Vorschrift gereinigtes Seewasser zurückgebracht, um nach Ablauf von einem oder zwei Tagen sich daran überzeugen zu können, dass die künstliche Parthenogenese wirklich zu Stande gekommen war, dass also die conservirten Eier sich auch noch entwickelt hätten, wenn sie nach Ablauf der fünf Stunden ins Seewasser zurückgebracht worden wären. Genau nach denselben Vorschriften wurden auch ferner solche Eier conservirt, welche aus der Salzlösung in das Seewasser zurückgebracht waren. So erhielt ich eine vollständige Serie von Eiern in allen Stadien ihrer Entwicklung unter dem Einfluss künstlicher Salzlösungen, vom Moment, wo das reife Ovarialei in die Salzlösung gebracht wurde, bis zur Bildung der Blastula. Weitere Stadien habe ich nicht mehr conservirt, weil ich sie zu den speciellen Zwecken meiner Untersuchung nicht mehr nöthig hatte.

Als Conservirungsflüssigkeit wird für die Seeigeleier von Boveri besonders Pikrinessigsäure empfohlen. Ich habe dieses Fixirmittel auch mit Erfolg benutzt, auch durchaus nach den Angaben von Boveri die Eier weiter behandelt; ich finde aber, dass die Sublimatlösung, welche ich schon früher für die Bieneneier angewandt hatte und deren Zusammenstellung ich a. a. O. angegeben habe, die Seeigeleier durchaus ebenso gut conservirt.

Ich will bei dieser Gelegenheit der Ansicht von TELLYESNICZKY auf das Entschiedenste entgegentreten, die er in der „Encyklopädie der mikroskopischen Technik etc." [1]) im Capitel über Fixation vertritt. TELLYESNICZKY findet, dass das Fixiren und das Härten der Gewebe äquivalente Erscheinungen seien. Auf p. 377 der Encyklopädie lesen wir:

„Vom histologischen Usus wird aber der Begriff „Fixiren" eigentlich nicht bestimmt, zumeist bloss umschrieben, bezw. dessen Zweck angegeben. Endzweck ist die rasche Abtödtung der lebenden Zellen, dergestalt, dass sie in womöglichst unverändertem Zustande erhalten bleiben. Der in dieser Umschreibung ausgedrückte Zweck, mit dem als solchem ohnehin kein Begriff bestimmt werden kann, bildet an und für sich einen im höchsten Maasse unbestimmten Factor. Der vollständige Mangel einer annehmbaren Definition charakterisirt das illusorische Wesen des unbemerkt emporgetauchten Begriffes der Fixirung. Von den ihm anhaftenden Illusionen befreit, enthält er in Wirklichkeit nichts Anderes als den einfachern Begriff der Alten: die Härtung. Die Begriffe der Härtung und Fixirung künstlich aus einander zu halten, ist in der That nicht statthaft.[2]) Schon die bisherigen Untersuchungen stellen es ausser Zweifel, dass die Fixirung in erster Reihe die totale Gerinnung der Zelle bedingt. Diese Gerinnung ist aber äquivalent mit der Härtung der lebenden, weichen Substanz."

Als logische Folgerung dieses Gedankens erscheint auch das, was TELLYESNICZKY weiter über die Conservirung fixirter Objecte sagt: „Bei den meisten Flüssigkeiten ist auch der Zeitdauer der Fixation Bedeutung beigelegt worden; es steht aber ausser Zweifel, dass der Fixirer, nachdem er einmal seiner Pflicht, der totalen Gerinnung, entsprochen, selbst die beste Konservirungsflüssigkeit bildet; denn eine Veränderung im Organe ist eben dann ausgeschlossen, wenn es in demselben Medium, in welchem es fixirt wurde, verbleibt, um so möglicher aber, wenn es in neues Medium gebracht wird."

Diese Auffassung ist höchst befremdend. Ein und dasselbe Organ kann in verschiedenen Fixirungsflüssigkeiten sehr verschieden gehärtet sein trotz der gleich „totalen" Gerinnung des Zellinhaltes. Jedem, der mit vielen verschiedenen Conservirungsflüssig-

1) Herausgegeben von EHRLICH, KRAUSE, MOSSE, ROSIN und WEIGERT; Berlin und Wien 1903.

2) Der gesperrte Druck rührt von mir her. A. P.

keiten zu arbeiten gewohnt ist, wird diese Verschiedenheit in der Härte des betreffenden Objects aufgefallen sein, und oft finden wir, dass Gemische mit grösserm Gehalt des Fällungsmittels weniger härten als solche mit geringerm. Die tägliche Erfahrung lehrt uns, dass man z. B. in Sublimatgemischen die Objecte nicht allzu lange lassen darf, weil sie sonst darunter leiden. Nicht weniger bekannt wird die Erscheinung sein, dass Objecte, die selbst nach Jahre langem Aufbewahren in Alkohol noch verhältnissmässig weich und biegsam sind, durch Uebertragen in Xylol steinhart werden, sofort aber wieder ihre frühere weiche Consistenz annehmen, wenn man sie vom Xylol befreit und durch verschiedene Stufen von Alkohol in Wasser bringt. Auch empfehlen ja manche Forscher gerade aus dem Grunde, um dieser übermässigen Härtung durch Xylol vorzubeugen, die Objecte anstatt in Xylol in Cedernholzöl zu übertragen. Diese Erscheinung sollte doch zur Genüge zeigen, dass das Fixiren und Härten verschiedene, gut aus einander zu haltende Erscheinungen sind und dass das Härten oft eine rein physikalische Grundlage hat, während das Fixiren unbedingt auch mit einer chemischen Veränderung verbunden ist. Daraus ergiebt es sich aber weiter, dass die Objecte durchaus nicht in jeder guten Fixirungsflüssigkeit beliebig lange liegen dürfen. Ob man jetzt schon den Begriff des Fixirens definiren kann oder nicht, ändert wenig an der Sache.

Was übrigens unter einer „guten" Fixirung zu verstehen ist, ist durchaus nicht so einfach zu präcisiren. Ich will mich auf dieses Problem hier nicht näher einlassen, vielleicht komme ich ein andermal darauf zurück. Ich hoffe aber, dass man mir den Vorwurf einer schlechten Fixirung nicht machen wird, da ja in meinen Präparaten die Centrosomen als scharf begrenzte Körper mit schöner wabenartiger Structur erhalten sind und durchaus nicht den Eindruck irgend welcher Kunstproducte machen.

Zur Färbung der Schnitte wurde hauptsächlich das Böhmer'sche Hämatoxylin, mit Differenzirung in salzsaurem und nachträglichem Behandeln mit ammoniakhaltigem Alkohol, gebraucht. Ich finde diese Färbung trotz des von Paul Mayer erhobenen Widerspruchs eine der besten, die es giebt, und speciell zum Studium der Zellstructuren ganz besonders geeignet. Das Eisenhämatoxylin nach Heidenhain wurde auch stets zum Vergleich gebraucht, auch weil manche Forscher noch immer an dem Glauben festhalten, dass man Centrosomen nur mit Hülfe dieser Farbe mit Sicherheit darstellen könne. Ich selbst habe mich längst überzeugt, dass andere Färbungs-

mittel hier viel bessere Dienste leisten als dieses. Im Uebrigen schliesse ich mich bezüglich des Gebrauchs des Eisenhämatoxylins durchaus der Meinung von BOVERI an, nur finde ich, dass dieser hervorragende Forscher immer noch den Werth des HEIDENHAIN-schen Verfahrens überschätzt. Auf den Unterschied in den Bildern, die man vermittels der verschiedenen Färbungen erhält, komme ich noch zu sprechen, wenn ich diese beschreibe.

Die ganze Reihe der Experimente ist in Rovigno an der Zoologischen Station des Berliner Aquariums im März und April 1902 gemacht worden, und ich bin für die freundliche Ueberlassung eines Arbeitsplatzes daselbst dem Director der Station, Herrn Dr. OTTO HERMES, zu grossem Danke verpflichtet. Viele Eier wurden im Leben untersucht und andere in sehr grosser Zahl conservirt und erst in Freiburg geschnitten.

2. Historisches zur Frage von der Individualität der Chromosomen.

Zur Kritik der BOVERI'schen Anschauung.

Seitdem das Gesetz der constanten Chromosomenzahl erkannt wurde und besonders durch die Reductionstheilung und die Befruchtungserscheinungen an Bedeutung und verborgenem Sinn gewonnen hat, sind nicht wenig Versuche gemacht worden, eine Erklärung der Erscheinungen zu geben. Ich kann die Geschichte der verschiedenen über diesen Punkt geäusserten Meinungen um so eher umgehen, als es sich hier im Grunde genommen nur um zwei einander gegenüber stehende Vorstellungen handelt, die auch jetzt noch mit aller Schärfe verfochten werden. Die eine dieser Vorstellungen gipfelt in dem Satze von der Individualität der Chromosomen; sie nimmt also an, dass die Chromosomen individualisirte Zellorgane sind, die während der Umwandlungen, welche die Zelle bei ihrer Theilung durchmacht, ihre Individualität beibehalten und somit in keinem Augenblick ihres Lebens den ihnen eignen Bau verlieren, wenn dieser auch in gewissen Fällen in bestimmter Hinsicht Veränderungen erfahren kann. Die Anhänger der andern Ansicht suchen gerade diese Vorstellung zu bekämpfen. Nach ihnen giebt es im Leben der Zelle Momente, wo die Chromosomen ihre Eigenschaften als individualisirte Gebilde verlieren, sich etwa auflösen, verändern, um dann in der Prophase der Zelltheilung von Neuem als gut zu unterscheidende Individuen aufzutreten. Es würde mich zu weit führen,

hier die Gründe dafür anzuführen, warum die erste dieser Vorstellungen als die viel wahrscheinlichere zu bezeichnen ist. Diese Gründe sind mehr als einmal von Weismann in seinen Schriften, so auch in der letzten, erörtert worden; und Boveri hat uns nicht wenig Beweise zu Gunsten der Individualität der Chromosomen gegeben: ist doch auch von ihm zuerst dieses Problem in Angriff genommen und bis in die neueste Zeit durch genaue und umfangreiche Untersuchungen ausgebaut und erweitert worden.

Vor Kurzem hat der berühmte französische Forscher Yves Delage auf Grund seiner Experimente und Beobachtungen über künstliche Parthenogenese und Merogonie die Meinung aufgestellt und zu beweisen gesucht, dass das Gesetz der Chromosomenzahl lediglich eine Function des Eiplasmas sei, eine Ansicht, die für die Gegner der Individualitätshypothese von ganz besonderm Interesse und grosser Wichtigkeit erscheinen müsste. Ich habe in einer frühern Arbeit dieser Ansicht von Delage schon gedacht, will sie aber hier noch einmal in aller Kürze erwähnen. Delage begründet sie hauptsächlich auf seine Beobachtung, dass die Zahl der Chromosomen bei der künstlichen Parthenogenese und der Merogonie wieder zu ihrer ursprünglichen Grösse hergestellt werde, und fasst es als eine Selbstregulation des Eiplasmas auf. Delage hat sich aber in der Beobachtung geirrt, indem er, wie dies später Boveri gezeigt hat, die Zahl der Chromosomen falsch berechnet hat. Die Erfahrungen von Boveri, Ziegler, Wilson, Morgan, Stevens sowie endlich meine eignen sprechen entschieden dagegen, und wie die genannten Forscher, so konnte auch ich mich an meinen Präparaten auf das Genaueste überzeugen, dass die Zahl der Chromosomen weder bei der künstlichen Parthenogenese noch bei der Merogonie hergestellt wird, sondern im besten Falle, d. h. wenn die Entwicklung zu Stande kommt, eine reducirte bleibt.

Aber auch auf dem Boden der Individualitätshypothese fussend, könnten wir uns drei verschiedene Auffassungen als möglich denken. Die Chromosomen könnten ihre Individualität, so weit man von einer Individualität überhaupt sprechen kann, ihr ganzes Leben lang behalten, aber unter einander vollständig identisch sein; oder man könnte einen Unterschied in den einzelnen Chromosomen postuliren, indem man die Chromosomen wohl essentiell gleich, aber qualitativ verschieden sich denkt. Diese Hypothese wird von Weismann verfochten und bildet eine logische Folgerung seiner Vorstellung vom Bau des Keimplasmas. Endlich ist eine dritte Möglichkeit vorhanden,

dass die Chromosomen essentiell verschiedene Eigenschaften besitzen. Diese Theorie ist neuerdings von BOVERI aufgestellt worden, der bis vor Kurzem die Anschauung von der nur qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen mit WEISMANN theilte.

Wir wollen jetzt diese drei Möglichkeiten näher ins Auge fassen und sehen, was sich zu Gunsten jeder von ihnen vorbringen lässt, was man jeder entgegen halten kann und welche von diesen Möglichkeiten als die wahrscheinlichere erscheint.

Der ersten dieser Auffassungen, dass nämlich die Chromosomen alle essentiell und qualitativ unter einander gleichwerthig sind, bin ich schon in einer frühern Schrift entgegen getreten; die Wichtigkeit der Frage fordert es aber, die dort angeführten Beweise hier wieder zu erörtern und durch neue zu unterstützen, um ein für alle mal mit dieser Auffassung aufzuräumen.

Stellen wir uns auf den Boden der Individualitätshypothese, so ist es schon von vorn herein unwahrscheinlich, dass die Chromosomen identische Gebilde sind. Diese Unwahrscheinlichkeit wird dadurch noch erhöht, dass die Zellen kein Selbstregulationsvermögen besitzen, wie wir es eben gezeigt haben. Dies wird auch durch die Rieseneier und Eier mit drei Chromosomen von *Ascaris* bestätigt, welche durch Kreuzungen der zwei Varietäten entstehen. Auch der Umstand, dass bei Versuchen zur künstlichen Parthenogenese nach Behandlung mit KCl-Lösungen die Seeigeleier leicht zu mehreren zusammenfliessen und dann die doppelte Chromosomenzahl in ihren Zellen aufweisen oder zu Missbildungen führen, die aus mehreren zusammengewachsenen Individuen bestehen, wie dies LOEB mit aller nöthigen Exactheit gezeigt hat, spricht entschieden zu Gunsten der Auffassung von der qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen. Die einzige Zuflucht für die Anhänger der Identität der Chromosomen bliebe nur die Meinung, dass die Chromosomenzahl ein Ausdruck der chemisch-physikalischen Constitution der Zelle ist. Dem widersprechen aber die schon erwähnten Erfahrungen an *Ascaris*-Eiern. Auch bliebe uns dann vollständig unbegreiflich, warum bei der Biene die unbefruchteten Eier sich zu Männchen, zu den sogen. Drohnen, die befruchteten Eier aber regelmässig zu Weibchen (Arbeiterinnen und Königin) entwickeln; denn beide haben ja in der ersten Furchungsspindel die gleiche Zahl der Chromosomen, die aber in verschiedener Weise hergestellt wird. Wie ich gezeigt habe, verdoppeln sich die Chromosomen im Drohnenei durch Spaltung mit unterbleibender entsprechender Zelltheilung, während im befruchteten

Ei zu den 8 Chromosomen des weiblichen Pronucleus die 8 Chromosomen des Spermatozoons hinzukommen. Hier haben also die Chromosomen verschiedener Herkunft entschieden verschiedene Qualitäten, denn sonst müsste man die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene in etwas anderm als der Befruchtung suchen, und das würde wieder den Thatsachen widersprechen. Freilich ist es noch fraglich, ob man deswegen die Geschlechtsbestimmung bei allen Thieren auf die Bildung der Richtungskörperchen zurückzuführen hat, wie dies neuerdings Castle in seiner interessanten Abhandlung thut; jedenfalls ist aber, wenn die geschlechtsbestimmende Ursache im Kern zu suchen ist, was ja nach allen unsern jetzigen Kenntnissen über die Rolle der Kernsubstanzen anzunehmen ist, diese Ursache nur dann begreiflich und für unsere Erkenntniss fassbar, wenn die Chromosomen qualitativ verschieden sind.

Sie könnten aber auch essentiell verschieden sein, wie dies Boveri jetzt behauptet, und wir müssen nun entscheiden, zu Gunsten welcher dieser beiden Anschauungen die Thatsachen sprechen.

Boveri begründet diese seine neue Anschauung mit den Ergebnissen seiner Untersuchungen über mehrpolige Mitosen. Er züchtet Larven aus überbefruchteten Seeigeleiern und findet in ihnen Verschiedenheiten, die auf die verschiedene Vertheilung der Chromosomen bei mehrpoligen Mitosen zurückzuführen seien. Besonders interessant finde ich „Larven, bei denen einzelne Pluteusmerkmale fehlen oder sich abnorm entwickelt zeigen, während die andern normal sind". Als Beispiel für solche seien angeführt „Fälle, wo einem sonst normalen Dreier-Pluteus genau ein Drittel oder zwei Drittel des Skelets wie abgeschnitten völlig fehlen". Nach einer gut durchdachten und vorsichtigen Kritik dieser und der andern einschlagenden Thatsachen kommt Boveri zu dem Schluss, „dass nur eine bestimmte Kombination von Chromosomen, wahrscheinlich nur die Gesamtheit der in jedem Vorkern enthaltenen, das ganze Wesen der Organismenform, soweit dasselbe vom Kern aus bestimmt wird, repräsentirt". Man kann also „dem jungen Echinidenkeim zwar wohl „an Kernen" Beliebiges nehmen, nicht aber „an Kern". In Folge dessen findet Boveri, dass auch „die einfachen Vorstellungen, die Weismann über die Reductionstheilung entwickelt hat, zum mindesten einer erheblichen Modification bedürfen. Denn beliebige Sonderung der Chromosomen in zwei Gruppen müsste im allgemeinen ebenso verderblich wirken, wie eine mehrpolige Mitose."

Diese Theorie der essentiellen Verschiedenheit der Chromosomen hat viel Anziehendes für sich, wenn man nur die von Boveri berücksichtigten Thatsachen in Erwägung zieht. Auch die Experimente von Stevens könnten herangezogen und mit Erfolg hier verwendet werden. Ich erwähne hier diese Experimente, obgleich sie eigentlich gegen die Auffassung von Yves Delage von der Selbstregulation des Eiplasmas gerichtet sind und von der Verfasserin zu keinem andern Zwecke ausgenutzt werden. Stevens hat Seeigeleier im Stadium der ersten Furchungsspindel schräg durch die Aequatorialplatte so durchgeschnitten, dass jede Eihälfte entweder ein Centrosom und mehrere Chromosomen oder die eine Hälfte nur ein Centrosom, die andere aber ein Centrosom und alle Chromosomen enthielt. Die auf diese Weise verminderte Chromosomenzahl wird nicht wieder hergestellt, aber auch die Entwicklung solcher Eier ist gestört. „Ein Theil eines *Echinus*-Eies, welcher ein Centrosoma und eine kleine Anzahl Chromosomen enthält (4—12), kann in der Entwicklung bis zur fünften oder sechsten Theilung nach der Operation vorschreiten, ohne zu der konstitutionellen Anzahl von Chromosomen zurückzukehren." Weiter als bis zur sechsten Theilung haben sich die operirten Eier überhaupt nicht entwickelt, und dies kann durchaus nicht etwa auf Mangel an Eiprotoplasma bezogen werden. Denn aus Versuchen über Merogonie wissen wir, dass selbst sehr kleine Bruchstücke vom Ei noch genügen, um nach erfolgter Befruchtung ganz oder doch annähernd normale Plutei zu liefern, die nur durch ihre geringe Grösse von den gewöhnlichen Plutei eines normal befruchteten Eies auffallend abweichen. Es scheint also auch diese Thatsache stark zu Gunsten der Boveri'schen Auffassung zu sprechen. Damit sind aber auch die Thatsachen erschöpft, und wir müssen nun sehen, ob diese Thatsachen nicht auf andere Weise auch zu erklären sind, und uns auch nach andern Beobachtungen umsehen, die vielleicht die ganze Sache in anderm Lichte erscheinen lassen.

Wenden wir uns zuerst der Reductionstheilung zu. Diese darf nach Boveri's Auseinandersetzungen in keinem Falle so ablaufen, wie es die Weismann'sche Theorie postulirt und wie es von vielen Forschern angenommen und beschrieben wird. Um einer zufälligen, jedes mal verschiedenen Combination der Chromosomen vorzubeugen, die durch die Reductionstheilung bei der Reifung der Ei- resp. Samenzelle zu Stande kommt, müsste eine besondere Vorrichtung in diesen getroffen sein, vermittels derer nur die essentiell gleichwerthigen Chromosomen eliminirt werden, die essentiell verschiedenen

aber in der zum Befruchtungsprocess reifen Geschlechtszelle zurück bleiben, mit andern Worten, dass im unreifen Ei (resp. in der unreifen Samenzelle) jedes Chromosom, das von den andern Chromosomen des künftigen Pronucleus essentiell verschieden ist, in der Doppelzahl enthalten ist. In Buchstaben ausgedrückt, müsste also z. B. jedes Keimbläschen folgende Chromosomen haben: a, a, b, b, c, c, d, d, e, e . . . Der weibliche Pronucleus würde dann die Zusammenstellung haben: a, b, c, d, e . . . Wo finden wir aber eine solche Vorrichtung? Wohl hat Häcker gezeigt, dass man die väterlichen und mütterlichen Chromosen getrennt durch die ganze Embryogenese hindurch bis zur Bildung des Keimbläschens verfolgen kann, hier aber werden sie doch so unter einander gemengt, dass man sie nicht mehr von einander unterscheiden kann. Ich könnte zwar keinen Fall nennen, in dem man mit Sicherheit bewiesen hätte, dass bei der Reductionstheilung die Chromosomen beliebig aus einander gehen; dafür spricht nur der Umstand, dass das bis zur Reductionstheilung gut sichtbare getrennte Bestehen der väterlichen und mütterlichen Chromosomen gerade bei dieser Theilung verloren geht. Aber auch Boveri konnte keine auf Beobachtungen gestützten Beweise für die Richtigkeit seiner Anschauung erbringen. Er hat zwar andere Vorstellungen über die Reductionstheilung, indem er meint, dass die Reduction der Chromosomenzahl schon im Keimbläschen zu Stande komme, und zwar auf die Weise, dass eine Hälfte der Chromosomen etwa resorbirt wird. Die Reductionstheilung selbst im *Ascaris*-Ei, der einzigen Stütze der Boveri'schen Auffassung, kann aber auch auf andere Weise gut erklärt werden, wie dies auch thatsächlich von Weismann gethan wird, und ist dann durchaus demjenigen Typus der Reductionstheilung einzureihen, der von Weismann vertreten wird. Aber selbst wenn die Reduction der Chromosomenzahl so abliefe, wie es Boveri auf Grund seiner eingehenden Untersuchungen annimmt, so würde das am Resultat nichts ändern. Denn eine solche Vorrichtung im Keimbläschen zur Resorption der nur essentiell gleichwerthigen Chromosomen hat uns Boveri nicht beschrieben, und sie ist auch vollständig unwahrscheinlich. Warum? könnte gefragt werden. Die Antwort liegt sehr nahe und giebt keinen Raum für eine andere Deutung.

Diese Antwort lautet wie folgt: Sind die Chromosomen essentiell verschieden und kann nichts „an Kern" genommen werden, so müssten bei der Reduction in der Ei- wie in der Samenzelle sämmtliche väterlichen

oder mütterlichen Chromosomen eliminirt werden, was an und für sich schon unwahrscheinlich ist und zudem sehr vielen Erfahrungen widerspricht.

Diese Folgerung ergiebt sich mit einer unabweisbaren Nothwendigkeit aus der BOVERI'schen Auffassung. Denn die Urei- resp. die Ursamenzelle enthält ja nur diejenigen oder, sagen wir besser, nur die Abkömmlinge derjenigen Chromosomen, die im befruchteten Ei enthalten waren, das sind die Chromosomen des weiblichen und des männlichen Pronucleus. An jedem von diesen ist aber nach BOVERI nichts zu rühren! So bleibt denn nichts übrig als anzunehmen, dass bei der Reduction sämmtliche Chromosomen, die von einem der beiden Pronuclei stammen, resorbirt oder in anderer Weise entfernt werden. Ein Kind könnte sonach niemals gemischte grosselterliche Charaktere mütterlicherseits besitzen. Es müsste vielmehr mütterlicherseits reine grossmütterliche oder reine grossväterliche Charaktere erhalten. Ebenso müsste es reine Charaktere väterlicherseits erhalten. Nehmen wir an, wir hätten ein Thier mit nur 4 Chromosomen, ein Thier von reiner Rasse, das wir mit einem eben solchen einer andern Rasse kreuzten. Bezeichnen wir die väterlichen Chromosomen mit A und B und die mütterlichen mit A_1 und B_1, so werden die Urei- und Ursamenzellen folgende Chromosomen enthalten: A, A_1, B, B_1. Die reifen Eier resp. Spermatozoen der Bastarde der ersten Generation würden aber wieder nach der Reduction der Chromosomen nur solche der reinen Rasse besitzen. Die Eier könnten also nur aus 2 Combinationen von Chromosomen bestehen, entweder A, B oder A_1, B_1. Dazu kämen dann die Spermatozoen von den gleichen zwei Typen. Jetzt könnten durch Kreuzungen nur folgende Typen etstehen: 1) A, B, A, B. 2) A, B, A_1, B_1. 3) A_1, B_1, A_1, B_1. 4) A_1, B_1, A, B. Uebersehen wir diese Resultate, so ergiebt es sich, dass bei Kreuzungen von Bastarden derselben Abstammung die aus solchen Kreuzungen resultirenden Kinder in einem Fall die reine grossmütterliche, in einem die reine grossväterliche, und in zwei Fällen die gemischte Rasse ihrer Eltern aufweisen würden. Etwas Neues durch Auswahl der schon vorhandenen Merkmale und eine Steigerung dieser könnte also in keiner Weise zu Stande kommen. Es könnten nur ganz neue Veränderungen geschaffen werden, etwa durch directe Einflüsse auf die Chromosomen. Dies alles widerspricht aber unsern Erfahrungen aus dem Gebiet der künstlichen Zuchtwahl, die uns lehrt, dass eine neue Rasse dadurch am leichtesten und sichersten geschaffen wird,

dass man schon vorhandene Merkmale durch wiederholte Kreuzungen zu besonders starker Entwicklung bringt. Dies wird auch Boveri zugeben müssen, wenn er nicht dem Eiplasma eine grössere Rolle in dem Aufbau der Organismen vindiciren will, als es in Wirklichkeit spielt.

Wie sind aber dann diejenigen Resultate zu erklären, welche Boveri bei seinen Versuchen über mehrpolige Mitosen und Stevens bei der Durchschneidung der befruchteten Eier im Stadium der ersten Furchungsspindel erhalten haben? Die Erklärung von Boveri müssen wir nach alle dem, was ich eben gesagt habe, endgültig aufgeben, so verlockend sie uns auf den ersten Blick auch erscheinen mag; wir müssen sie aufgeben, einerlei, ob wir eine andere Erklärung finden können und werden oder nicht.

Die veränderte Quantität des Eiplasmas ist es sicher nicht, die die Entwicklung stört; sie kann nur die Grösse des Organismus bestimmen, was uns die Versuche von Driesch an den isolirten Blastomeren der Echinidenkeime schon längst gelehrt haben und was durch die Merogonie bestätigt wird. Boveri sucht zu zeigen, dass die Zahl der Chromosomen dabei auch nichts mitzureden habe, und glaubt für diese Auffassung eine Stütze zu finden gerade in den Erscheinungen der Merogonie, der künstlichen Parthenogenese und der Ueberbefruchtung mit erfolgender richtiger Vertheilung der Chromosomen. Es scheint auch Vieles zu Gunsten dieser Anschauung zu sprechen. Vielleicht ist aber trotzdem die Zahl der Chromosomen von einem gewissen Einfluss. Ich erinnere hier an die neuesten Versuche von Yves Delage, der die künstliche Parthenogenese bei Seesternen dadurch hervorrief, dass er sie einer Einwirkung der Kohlensäure unterwarf. Freilich giebt Delage eine andere Erklärung der von ihm festgestellten Thatsachen, immerhin bleibt es auffallend, dass nur solche Eier normale Larven lieferten, welche das zweite Richtungskörperchen noch nicht ausgestossen hatten und es auch nach der Einwirkung der Kohlensäure unterlassen. Yves Delage schreibt:

„Ce n'est pas seulement par la quantité mais aussi par la qualité que ces larves carboniques (qu'on me permette de les appeler ainsi pour abréger) se distinguent de celles que donnent les autres agents parthénogénétiques. Avec ces derniers je n'ai obtenu le plus souvent que des blastules un peu rabougries, faibles, à paroi blastodermique épaisse, à cavité peu dévelopée, d'ordinaire occupée par un résidu granuleux opaque qui gêne plus ou moins l'invagination

et qui est pathologique, car il n'existe pas chez les blastules provenant de la fécondation. Les blastules carboniques au contraire sont grosses, sphériques, bien turgescentes, à paroi mince, à cavité de segmentation vaste et parfaitement libre; en somme, ne diffèrent en rien de celles qui proviennent d'oeufs fécondés. Ces blastules s'invaginent avec la plus grande facilité; au bout de 36 heures elles sont devenues gastrules. Dès le troisième jour elles ont formé leur mésenchyme et commencent à développer leurs vésicules entérocoeliennes. Le cinquième jour la bouche et l'hydropore sont ouverts et la forme caractéristique de l'Auricularia se dessine."

„C'est, en effet, au moment où les oeufs sont en voie de division pour l'expulsion des globules polaires que je les place dans le réactif, et là, la division s'arrête, par suite d'une action non excitante, accélératrice, mais, au contraire, inhibitrice, stupéfiante: il y a suspension de l'activité caryocinétique. Puis, quand l'oeuf est remplacé dans l'eau naturelle, CO^2, qui n'a produit aucune altération profonde, s'élimine rapidement et l'oeuf reprend son activité. Il avait commencé à se diviser, il continue à le faire; mais, comme il n'est plus dans l'état très spécial et très précis qui est la condition des divisions maturatives et de l'expulsion des globules polaires, il fait une division ordinaire; au lieu d'achever une division très inégale qui fournirait un globule polaire, il fait une division égale suivie de toute une série qui se poursuit et constitue la segmentation."

Aus diesem Beispiel sehen wir deutlich, dass in diesem Falle wenigstens die Zahl der Chromosomen eine gewisse Rolle beim richtigen Aufbau des Organismus spielt. Denn diejenigen Larven, die die reducirte Zahl der Chromosomen in ihren Zellen besassen, weil sie die Reductionstheilung durchgemacht haben, verhielten sich durchweg als mehr oder weniger von normalen abweichend, während solche, die durch Ueberspringen der Reductionstheilung die volle Zahl der Chromosomen aufwiesen, sich in nichts von normalen unterscheiden liessen. Wenn also in andern Fällen bei Larven mit reducirter Chromosomenzahl noch keine auffallenden Abweichungen von den normalen Larven zu Gesicht gekommen sind, so heisst das noch durchaus nicht, dass die Larven normal sind, denn vielleicht wären die pathologischen Eigenschaften noch im Laufe der Entwicklung später in der einen oder andern Weise zum Vorschein gekommen. So lange die künstliche Parthenogenese nicht bis zu Ende der Entwicklung durchgeführt ist, können wir diese Vermuthung aufrecht erhalten.

Ich glaube also, dass die Zahl der Chromosomen für eine normale Entwicklung von Wichtigkeit ist: sie muss eine bestimmte sein. Der Grund dazu ist vorläufig dunkel, vielleicht ist er aber in der Correlation der gesammten Zellorgane zu suchen, die, einmal so von der Natur eingerichtet, nicht unbestraft durch künstliche Eingriffe aufgehoben werden darf. Ich werde im letzten Capitel auf diese Frage noch zu sprechen kommen.

3. Das Verhalten der Chromosomen bei der künstlichen Parthenogenese der Seeigel. Eigene Versuche.

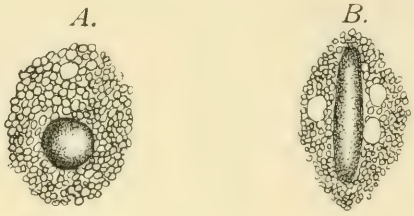
Meine Versuche wurden begonnen und beendet zu einer Zeit, wo die Frage, ob die reducirte Zahl der Chromosomen wieder hergestellt wird oder nicht, durch die Arbeit von Yves Delage ins Unklare gebracht wurde, da die Beobachtung des französischen Forschers allen andern, vor ihm gemachten widersprach. Der berühmte Name des Beobachters erlaubte mir nicht, einen Fehler in seiner Beobachtung zu vermuthen, da das Zählen der Chromosomen, Dank den neuen ausserordentlich feinen Methoden und Instrumenten, einem gewandten Forscher keine Schwierigkeit bereitet und mit aller wünschenswerthen Genauigkeit durchgeführt werden kann. So ging ich denn selbst an die Arbeit, um mich persönlich davon zu überzeugen, wer von den streitenden Parteien Recht hat. Unterdess erschien die schon mehrmals von mir erwähnte Arbeit von Boveri über mehrpolige Mitosen, in der er auf p. 72 in einer Anmerkung die Behauptung von Delage widerlegt, indem er zeigt, dass Delage aus Versehen die reducirte Zahl der Chromosomen für die wieder hergestellte normale hält. Dann erschien die ebenfalls schon von mir erwähnte Arbeit von Stevens, die, wie wir gesehen haben, zum selben Resultate führte wie die Arbeiten von Wilson, Boveri, Ziegler etc. und die Nichtregulation der Chromosomenzahl durch neue Versuche ausser Zweifel setzt. So könnte ich eigentlich meine eignen Versuche mit Stillschweigen übergehen; da sie nun aber einmal gemacht wurden und eine weitere Stütze gegen Delage geben, so ist es vielleicht doch von einem gewissen Werth, sie zu beschreiben.

Vier Salze wurden für die Versuche verwendet: KCl, NaCl, $MgCl_2$, $CaCl_2$, da das Chlorcalcium aber sich nur schlecht bewährte, so wurde es bald nicht mehr verwendet. Die drei andern Salze wurden zuerst in verschiedener Concentration erprobt, in Seewasser

oder in Aqua destillata gelöst; die Vorschriften von LOEB und DELAGE wurden befolgt. Es erwies sich aber allmählich, dass die Dauer der Einwirkung eine viel längere sein musste, um gute Resultate zu erzielen. Woran das liegen mag, ist schwer zu sagen; vielleicht war die Jahreszeit daran Schuld oder der Zustand der Eier, die eben erst die Reifung durchgemacht hatten. Ich begann die Experimente schon im März, wenn es in Rovigno noch ziemlich kalt ist, und konnte zuerst nur wenige Thiere mit reifen Eiern finden. Erst Ende März wurden reife *Strongylocentrotus lividus*-Weibchen in grösserer Zahl angetroffen. An einer andern Form konnten die Experimente aus demselben Grunde nicht gemacht werden, da die meisten in Rovigno erst später geschlechtsreif werden. Besonders unangenehm war es mir, dass die Seesterne in Folge dessen nicht untersucht werden konnten, da gerade bei ihnen das Verhalten der Chromosomen besonders interessant zu sein scheint, wie es aus den Versuchen von YVES DELAGE hervorgeht. Von den Seeigeln konnte *Sphaerechinus granularis* nicht in genügender Zahl beschafft werden, obgleich er zu der Zeit vollständig reif war. Im April habe ich durch die Güte des Herrn Prof. CORI ziemlich viele Exemplare von *Psammechinus microtuberculatus* erhalten und auch an diesen Versuche gemacht. Wenn ich weiter keinen Bezug auf sie nehme und auch keine Abbildungen von ihnen gebe, so geschieht das, weil die Resultate vollkommen mit denjenigen übereinstimmen, welche ich an *Strongylocentrotus*-Eiern gewonnen habe.

Wie die Dauer der Einwirkung, so erwies sich auch der Grad der Concentration, die die beste Wirkung zeigte, von demjenigen der LOEB'schen Versuche etwas abweichend. Die besten Resultate lieferten die normalen Lösungen der Salze in destillirtem Wasser, die Dauer der Einwirkung auf 3—5 Stunden bemessen. Wenn nach Ablauf dieser Zeit die Eier in reines Seewasser zurückgebracht wurden, so blieben sie noch eine längere Weile ohne jede äusserliche Veränderung. Dann begann aber die Einwirkung der Salzlösungen sich in verschiedener Weise kund zu geben. Ein Theil der Eier zeigte einen von der Peripherie gegen das Centrum fortschreitenden körnigen Zerfall; es entstanden Bilder, wie ich sie in Textfig. A und B wiedergegeben habe. Schon ein flüchtiger Blick auf diese Abbildungen zeigt uns, dass wir es hier thatsächlich mit einem Zerfall und nicht mit einer abnormen Furchung zu thun haben. Mikroskopische Untersuchung der Schnitte durch solche Eier bestätigt vollständig das Gesagte. Der Kern ist entweder

gar nicht getheilt, oder er beginnt schon zu zerfallen und befindet sich in beiden Fällen meistens in der centralen, noch nicht zerfallenen Partie des Eies. Es ist eine Erscheinung des allmählichen Absterbens, wie es schon von verschiedenen Forschern beschrieben ist.



Andere Eier beginnen aber sich zu furchen. Diesen Process konnte ich öfters Stunden lang am selben Ei verfolgen und unter dem Mikroskop Zeichnungen machen, die die verschiedenen Etappen der Furchung desselben Eies darstellen. Dieses Verfahren hat selbstverständlich sehr grossen Werth. Es wurde ermöglicht durch die Anwendung der feuchten Camera, in der in einer Ringvertiefung des Objectträgers sich Seealgen befanden, die ständig an die Luft der Camera Sauerstoff abgaben. Das Seeigelei befand sich, bei diesen Beobachtungen immer in der Einzahl, in einem hängenden Tropfen am Deckgläschen. Diese feine Methode wurde mir von Dr. Schaudinn, der sie zum Studium verschiedener lebender Protozoen gebraucht, freundlichst mitgetheilt. Sie bedeutet nur eine kleine Veränderung der gewöhnlichen feuchten Camera mit hängenden Tropfen, hat aber ihr gegenüber den grossen Vortheil, dass der Sauerstoff im Tropfen nicht so rasch verbraucht oder, besser gesagt, durch neuen immer ersetzt wird, weswegen auch die Thiere resp. ihre Eier viel länger am Leben bleiben. Ja, mit der alten Methode konnte ich die Furchung nie länger als 4—5 Stunden beobachten.

Die Furchung kann nun auch in sehr verschiedener Weise ablaufen. Ich bezeichne mit dem Worte Furchung hier nur einen solchen Process der Klüftung, an dem auch der Kern betheiligt ist, und thue dies einfach deshalb, weil nur solche Eier sich zu Blastulen und Plutei entwickeln können. Theilungen des Eiplasmas unter der Einwirkung der mehrfachen Centren ohne Betheiligung des Kernes kommen hier also gar nicht in Betracht. Sie stellen keine Furchung in meinem Sinne dar und sollen in einem andern Capitel behandelt werden.

Schon von Beginn an kann sich das mikroskopische Bild der Furchung sehr abweichend gestalten. In den Textfigg. C, D, E, F gebe ich die verschiedenen Arten der parthenogenetischen Furchung

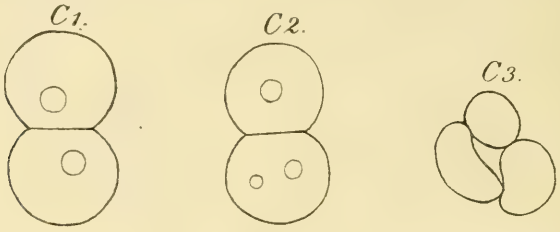


Fig. C.

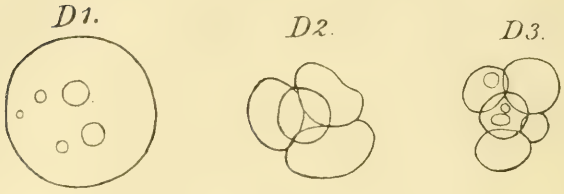


Fig. D.

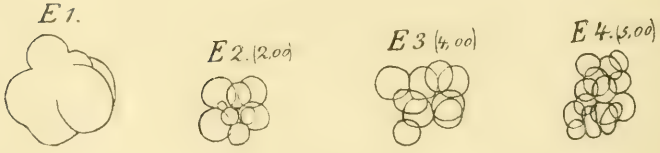


Fig. E.

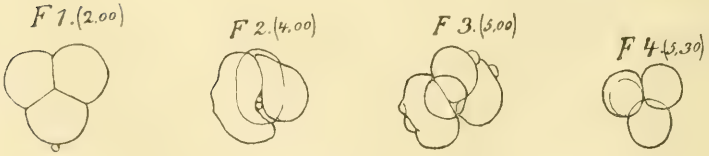


Fig. F.

wieder, die zur Bildung einer Larve führen; dies sind die wichtigsten Typen, man muss aber nicht denken, dass die Furchung immer so abläuft. Sie kann sich sehr mannigfach gestalten, und wenn ich darauf nicht näher eingehe, so geschieht das nur deshalb, weil diese Erscheinung schon zur Genüge bekannt und beschrieben ist.

In Textfig. C 1 sehen wir ein Ei, das sich, nachdem es nach $4^1/_2$ stündigem Verweilen in der NaCl-Lösung noch 19 Stunden in reinem Seewasser ohne sichtliche Veränderung gelegen hat, plötzlich in 2 Zellen theilt. In beiden Zellen sieht man die blassen Kerne sehr schön, so wie sie eingezeichnet sind. Die Scheidewand zwischen den beiden Zellen ist auch deutlich und gut ausgebildet. Da aber naturgemäss die Dotterhaut fehlt, so sieht das Furchungsbild etwas von der normalen Furchung abweichend aus. In Fig. C 2 sehen wir bereits den nächsten Schritt zur Theilung gemacht. Dieses Stadium ist eine Stunde älter als das vorhergehende. In der einen Blastomere hat sich der Kern getheilt, in der andern ist er ungetheilt geblieben, und darin spürt man schon eine deutliche Abweichung vom normalen Furchungsprocess eines befruchteten Eies. Wir sehen schliesslich in Textfig. C 3 die vollzogene Theilung, deren Resultat ein 3zelliges Stadium mit deutlicher Furchungshöhle ist.

Das andere Ei, das in Textfig. D. dargestellt ist, begann nach eben solcher Behandlung sich ganz anders zu furchen. Zuerst theilte sich der Kern, so dass 5 Kerne von verschiedener Grösse entstanden, wie es aus der Abbildung D 1 zu ersehen ist. Gemäss dieser abweichenden Kerntheilung zerfiel auch das Eiplasma schliesslich in mehrere Blastomeren, aber nicht in 5, wie man es erwarten könnte, sondern nur in 4, die ihrem Aussehen nach sich viel mehr dem vorangehenden Bilde nähern als der normalen Furchung. Auch dieses Ei zeigte in dem nächsten Verlauf der Furchung starke Unregelmässigkeiten. Besonders ist die verschiedene Grösse der Blastomeren hervorzuheben, von denen manche, wie uns Textfig. D 3 lehrt, ganz besonders klein sind. (Man beachte die kleinsten Kreise: dies sind Blastomeren, die Kerne wurden nicht eingezeichnet, um das Bild nicht zu verwirren, das ohne Schatten gehalten ist.)

Während aber dieses Ei sich auch ganz plötzlich in 4 Blastomeren getheilt hat, verhalten sich in dieser Hinsicht die meisten Eier anders. Lange Zeit, bevor sie sich in eine verschiedene Zahl von Blastomeren getheilt haben, beginnen sie an der Oberfläche durch Vertiefungen den beginnenden Furchungsprocess anzudeuten. Die so an der Oberfläche entstandenen Furchen können dann wohl in die Tiefe gehen und allmählich das ganze Ei spalten, sie können aber auch vorher mehrere Male verschwinden und wieder erscheinen, wobei die neuen Furchen sogar in ganz anderer Weise angelegt werden können als die verschwundenen. Dieses Spiel wiederholt sich oft mehrmals, schliesslich zerfällt aber das Ei immer in mehrere

Blastomeren von ziemlich gleicher Grösse, wie es die Textfigg. E 1—4 zeigen. Auch die weitere Entwicklung geht sonderbarer Weise gerade in solchen Eiern verhältnissmässig richtig vor sich, und es entsteht schliesslich eine Blastula, die wohl schon äusserlich sich von einer normalen unterscheiden lässt, weil sie meistens von der kugligen Form stark abweicht, sonst aber sich durch lebhaftes Umherschwimmen auszeichnet.

Das Auftreten und Verschwinden der Furchen kann übrigens auch in spätern Stadien geschehen, und sogar einmal zu Stande gekommene Zelltheilungen können wieder rückgängig gemacht werden. Ein solches Ei sehen wir in Textfig. F 1—4. Die erste Theilung führte zu einem 3zelligen Stadium mit erstaunenswerther Regelmässigkeit der Anordnung. Die Zellgrenzen schneiden sich unter einem solchen Winkel, wie es nur die mathematische Berechnung fordert. An einer der 3 Zellen sieht man noch das anhaftende Richtungskörperchen (vermuthlich das zweite). Nun begannen die Zellen einen verschiedenen Entwicklungsgang durchzumachen: die eine theilte sich in zwei, die andern bildeten Fortsätze von verschiedener Grösse und Form (F 2 u. 3). Aber nach Ablauf von 30 Minuten rundeten sich 3 Zellen von Neuem ab, und die eben entstandene 4. begann wieder zu verschwinden (F. 4), wurde immer undeutlicher und undeutlicher, bis schliesslich wieder nur 3 Zellen da waren.

Fig. G.

In günstigen Fällen kann man auch etwas mehr von dem Processe, der sich im Innern eines solchen Eies mit sich rückbildenden Furchen abspielt, bei gut abgeblendetem Lichte beobachten. Ein solches Ei habe ich in Textfig. G 1—3 nach dem Leben, natürlich nur schematisch, abgebildet. Da sieht man im Centrum des Eies 2 Kerne dicht neben einander liegen. Eine Furche ist bereits tief ins Innere gedrungen und reicht fast bis an die Kerne. Die andere Furche ist auch angedeutet und verläuft senkrecht zu der ersten.

Bald tritt auch eine schöne Strahlung auf, die fast eben so gut ausgebildet ist wie die normale erste Furchungsspindel, und die zur Spindel senkrechte Furche vertieft sich noch mehr. Am entgegengesetzten Rande des Eies erscheint auch eine Einsenkung im Plasma, die aber nicht tief vordringt. Nun beginnt auch der Process der Rückbildung, zuerst verschwindet die Strahlung mit der Spindel, und mit ihr fast zugleich auch die eine Furche. Dann verschwindet allmählich auch die andere Furche, die Kerne fliessen von Neuem zusammen, das Ei rundet sich ab und nimmt das Aussehen eines solchen an, das noch keine Theilungen durchgemacht hat.

Uebrigens ist ein solches Auftreten und Verschwinden der Furchen oft zu beobachten und ist auch frühern Forschern nicht entgangen. So wird es unter anderm von Ziegler beschrieben. Man sollte zuerst an ein Absterben der Eier denken, damit würde dann auch das Verhalten der Kerne stimmen. Aber die Versuche lehren uns jedenfalls, dass dies nicht der Fall ist, denn zurückgebildete Eier können sich bisweilen noch einmal theilen. Vielleicht liegt uns hier ein Process vor, der mit denjenigen Theilungen in Zusammenhang zu bringen wäre, die für *Atyephira compressa* von Ishikawa kürzlich beschrieben sind. Denn hier findet auch ein Auftreten und Verschwinden der Furchen statt, mit dem Unterschied allerdings, dass die Kerne sich anders verhalten. Der Sinn des Processes ist in beiden Fällen vollständig dunkel.

Wenden wir uns nun zu den innern Vorgängen, die sich im Ei abspielen, wenn es die eben beschriebenen Umwandlungen durchmacht, und sehen wir, wie sich das Chromatin der Kerne verhält gegenüber den normalen Eiern. Es ist von vorn herein zu erwarten, dass die Zelltheilung in künstlich zur Entwicklung angeregten Eiern manche Sonderheiten aufweisen wird, es handelt sich dabei aber, wie die Untersuchung zeigt, um die Centrosomen, unter deren Einfluss die Chromosomen stehen. Das Verhalten der erstern kann somit auf das Schicksal der letztern nicht ohne Einfluss sein. Dies äussert sich auch häufig in verschiedener Weise; der Einfluss beschränkt sich aber auch nur auf die dem Kern am nächsten liegenden Centrosomen. Denn das ist schon längst bekannt, und ich habe mich davon auch persönlich überzeugen können, dass weiter vom Kern gelegene Centrosomen wohl unter Umständen eine Theilung des Eiplasmas bewirken können, dann aber kernlose Zellen liefern.

Das Ergebniss meiner Untersuchungen gipfelt nun in dem Satze, dass die Chromosomen bei der künstlichen Parthenogenese in ihrer

Zahl nie wieder hergestellt werden, sondern sich sehr verschieden verhalten, bald zu sehr vielen in einer Zelle getroffen werden, bald wieder, und vielleicht noch häufiger, in stark verminderter Zahl auftreten. Ich gebe absichtlich zum Vergleich 2 Bilder der Tochterplatten der ersten Furchungsspindel eines befruchteten Eies. In Fig. 6 ist die eine abgebildet. Man sieht um die Chromosomen eine dichtere Zone, die der Sphäre angehört, und die prächtig ausgebildete Strahlung, die das ganze Eiplasma durchsetzt und bis zum äussersten Rande verfolgt werden kann. In Fig. 7 haben wir bei viel stärkerer Vergrösserung die zweite Tochterplatte derselben Spindel, und wir können deutlich 36 Chromosomen in jeder Tochterplatte zählen. Die Zahlen, die Boveri angiebt, werden dadurch noch einmal bestätigt und sind also vollständig richtig.

In den Abbildungen Fig. 10, 11, 12 gebe ich ferner Schnitte durch parthenogenetische Blastulae. Es fällt bei ihnen sofort die verschiedene Grösse der Kerne und die willkürliche Vertheilung des Chromatins auf. Ein Kern mit mindestens 3facher Zahl der Chromosomen zeichnet sich durch ganz besondere Grösse aus und liegt in einer Zelle, die etwa halb so gross ist wie die ganze Blastula. Trotz der so verschiedenen Vertheilung der Chromosomen und des Zellplasmas streben die Blastulae die Kugelgestalt anzunehmen.

Das einmal künstlich gestörte Gleichgewicht des Eies kann nicht wieder durch Selbstregulation hergestellt werden. Es genügt aber selbst unregelmässige Vertheilung der Chromosomen in den Furchungszellen, um ein Reguliren des Entwicklungsganges anzustreben.

4. Historisches zur Frage von dem Centrosom. Bau, Theilung, Individualität und „de novo"-Bildung des Centrosoms.

Es giebt kaum ein anderes Zellorgan, dass so viel Aufmerksamkeit auf sich gelenkt hätte wie das Centrosom. Das regelmässige Auftreten der Strahlungen während der Zelltheilungen; ihr Verschwinden mit dem Ende des Theilungsprocesses; die sonderbare Anordnung der Spindelfasern und Strahlen, die an die magnetischen Kraftlinien so auffallend erinnern; endlich ihr Vorkommen in den meisten thierischen Zellen, die man untersucht hat, das Alles sprach dafür, dass sie eine bedeutende Rolle im Zellenleben spielen. Durch verschiedene, sehr sorgfältige Untersuchungen, von denen die meisten in die letzten Jahre fallen, ganz besonders durch die grosse Arbeit von Boveri, sind wir allmählich zu der Erkenntniss gekommen, dass

im Centrum der Strahlungen ein distincter Körper gelegen ist und dass dieses, von Boveri als Centrosom bezeichnete Gebilde in den auf einander folgenden Zelltheilungen nicht zu Grunde geht und wieder gebildet wird, sondern nach einem erheblichen Wachsthum sich, durch Theilung in zwei gleiche Hälften auf die Tochterzellen übertragen, als dauerndes Zellorgan erhält. Mit der Erkenntniss dieser Thatsachen wurde endlich die Zelltheilung selbst als eine Function der Centrosomen hingestellt.

Es fehlte aber auch nicht an extremen Anschauungen, die die Sache einseitig auffassten. Neben der Vorstellung, dass überhaupt keine Zelltheilung ohne Centrosomen zu Stande kommen könne, wurde besonders auf Grund der Untersuchungen an höhern Pflanzen auch die Meinung geäussert, dass die Centrosomen keinen besondern Werth für die Zelltheilung hätten, da diese in einer ganzen Reihe von Zellen ohne die Centrosomen immer stattfindet und nicht minder glatt abläuft, die Centrosomen somit nur untergeordnete Gebilde seien. Dazu gesellte sich der Zweifel an der Individualität der Centrosomen. Von verschiedenen Seiten wurde behauptet, sie gingen bei den Zelltheilungen zu Grunde und würden wieder neu, sei es aus dem Plasma, sei es aus dem Kern gebildet. Dann kam Morgan mit seinen künstlichen Astrosphären, die er in grosser Zahl durch die Einwirkung von Salzlösungen in unbefruchteten Seeigeleiern erzeugen konnte. Seine Versuche wurden von Wilson wiederholt und bestätigt. Wilson konnte sogar den ganzen Entwicklungsgang der künstlich erzeugten Centrosomen verfolgen und hat seine Untersuchungen auch auf kernlose Eifragmente ausgedehnt, so dass die sogen. „de novo"-Bildung der Centrosomen fast allgemein anerkannt wurde und schliesslich auch Boveri selbst, der Vater der Individualitätshypothese der Centrosomen, sich von seinem Kinde bis zu einem gewissen Grade lossagen musste. Noch in der allerneusten Zeit sind zwei Arbeiten erschienen, die eine von Wassilieff, die andere von Stevens, und beide Autoren kommen zu demselben Resultate wie Morgan und Wilson, dass die Centrosomen neu gebildet werden können.

Trotz einer solchen Wendung, die die Frage von der Individualität der Centrosomen genommen hat, hoffe ich auf Grund meiner Untersuchungen zu zeigen, dass die frühere Auffassung von Boveri die richtige ist und dass es keine „de novo"-Bildung des Centrosoms giebt. Aber um noch sichrern Boden in der Beurtheilung dieser Frage zu gewinnen, wollen wir vorher einen Blick

darauf werfen, wie das Centrosom im befruchteten Seeigelei gebaut ist, wollen wir seinen Entwicklungsgang so weit als nöthig verfolgen und uns über die Entstehungsweise und die Bedeutung der Strahlungen klar werden, da man für den Mechanismus der Zelltheilung noch jetzt verschiedene Erklärungen giebt und wir uns für irgend eine Auffassung entscheiden müssen.

Ich habe die Entstehung der Strahlen zu verfolgen gesucht: da aber die Strahlungen im befruchteten Ei verhältnissmässig rasch ihre grössten Dimensionen erreichen, so erschien es rathsam, einen andern Weg einzuschlagen und, anstatt der Bildung der Strahlen, ihr Verschwinden zu untersuchen. Dieses kann man Schritt für Schritt verfolgen, da es nur sehr allmählich von Statten geht und alle nöthigen Bilder leicht zusammen zu bringen sind. Ich glaube aber, dass ich keinen Fehlschluss mache, wenn ich in diesem Falle aus der Art und Weise, wie die Strahlen verschwinden, auf ihre Entstehung schliesse.

Hier drängt sich zuerst die Frage nach dem Vorhandensein eines besondern Archoplasmas auf. Ist wirklich eine besondere Substanz im Plasma vorhanden, aus der die Strahlen entstehen, und unterscheidet sich diese Substanz in irgend welcher Weise von dem übrigen Plasma der Zelle, oder ist es das gewöhnliche Cytoplasma, das unter dem Einfluss irgend welcher Kräfte, die auch die ganze Zelltheilung bewirken, die bestimmte Anordnung erfährt, die ihm das Aussehen eines Strahlensystems verleiht? Mit andern Worten, existiren die Strahlen in Wirklichkeit, als differenzirte Gebilde, oder sind sie nur das Resultat der Anordnung der Wabenwände des Plasmas?

Ich lege ganz besonderes Gewicht auf diese Frage, weil wir auf den Bau des Plasmas und das Zustandekommen der Strahlungen bei der künstlichen Parthenogenese noch öfters kommen werden. Und es ist auch selbstverständlich, dass die Entstehung der Strahlen manches Licht auf ihre wirkliche Ursache zurück werfen kann, so dass wir bis zu einem gewissen Grad im Stande sein würden, die Beziehungen der Astrosphären von MORGAN zu den natürlichen Strahlungen festzustellen.

Der Plasmabau des Seeigeleies ist von verschiedenen Seiten gut untersucht und beschrieben worden. Es ist ein Wabenbau von seltener Schönheit, so dass selbst Anfänger keinen Zweifel an der Deutung der Bilder haben können. Wir sehen diesen Wabenbau in Fig. 1, die eine Partie aus einem befruchteten Ei darstellt. In den

Knotenpunkten sind auch die Mikrosomen schön zu sehen. Der Dotter, der oft in Form von stark färbbaren Kügelchen auftritt, ist in diesem Ei nicht vorhanden, vermuthlich durch die Säure der Conservirungsflüssigkeit aufgelöst. An den beiden Polen des Kernes, der nichts Besonderes aufweist und aus der Copulation der Pronuclei entstanden ist, befinden sich die Centrosomen noch ohne jede Spur einer Strahlung. Sie sind sehr klein, vollständig rund und so gleichmässig gefärbt, dass man in ihnen durchaus keine feinere Structur unterscheiden kann. Dies gilt von Bildern, die mit Hülfe des gewöhnlichen wie des Eisenhämatoxylins erzielt werden, und da die Centrosomen nur wenig die Grösse der Plasmawaben überschreiten, so können wir wohl annehmen, dass sie auch wirklich keinen besondern, mit gewöhnlichen Mitteln nachweisbaren Bau besitzen.

Dies ist das jüngste Stadium in der Bildung der ersten Furchungsspindel, das ich zu Gesicht bekommen habe, ich meine, was die Centrosomen anbetrifft, da ich die Entstehung dieser aus dem Mittelstück des Spermatozoons, das ja auch zur Genüge bekannt ist, nicht zum Gegenstand näherer Untersuchungen machen wollte. Genug, sie sind hier in einem Zustand der Ruhe, was durch das Fehlen der Strahlung kundgegeben wird, in einem Zustand, den wir als Ausgangspunkt unserer Betrachtungen mit Recht hinstellen können.

Zwischen diesem und dem nächsten Stadium, das in Fig. 2 abgebildet ist, ist eine Lücke vorhanden, die ich auszufüllen nicht im Stande war. Denn sobald die Chromosomen sich zur Aequatorialplatte angeordnet haben, findet man auch die Spindel und die Strahlen in voller Ausbildung. Das Plasma hat an der Peripherie ganz deutliche Wabenstructur, die einzelnen Waben werden gegen die Strahlung zu immer grösser, und diese selbst erscheint gegen das Plasma ziemlich scharf abgegrenzt, was besonders bei geringern Vergrösserungen deutlich hervortritt. Nur wenige Strahlen sind durch bedeutendere Länge ausgezeichnet, die meisten sind nahezu gleich lang und so dicht an einander gedrängt, dass sie fast das Aussehen einer compacten Masse hervorrufen und sehr an die Sphäre erinnern. Im Centrum der Strahlung sehen wir das gegenüber dem frühern Stadium stark gewachsene Centrosom, das sehr intensiv gefärbt wird und, wie dies schon Boveri gezeigt hat, sicher als solches und nicht als Sphäre aufzufassen ist. Die Substanz des Centrosoms erscheint aber jetzt nicht mehr homogen, vielmehr können wir in seinem Innern mehrere sehr dunkel färbbare Körnchen bemerken, die schon von verschiedenen Forschern gesehen wurden. Wilson

fasst sie alle als Centriolen auf. Er schreibt: „The centriols first appear in the daughter-asters derived by the fission of the sperm-aster, and are probably formed by endogenous differentiation." Boveri, der bekanntlich die Theilung der Centrosomen auf die Theilung des in jedem Centrosom ursprünglich in der Einzahl vorhandenen Centriols zurückführt, glaubt in diesen dunkel färbbaren Körpern verschiedene Gebilde unterscheiden zu können, von denen nur zwei Centriolen seien. Wir lesen bei ihm: „Das Wichtigste aber ist der Umstand, dass in den besprochenen ungünstigen Stadien sehr häufig eine besondere Structur im Centroplasma nachweisbar ist, durch welche 2 Körnchen vor den andern ausgezeichnet werden, so dass es kaum zu kühn sein dürfte, sie als Centriolen in Anspruch zu nehmen."

Ich kann dieser Anschauung aus verschiedenen Gründen nicht beistimmen. Die verschiedensten Färbungsmittel ergaben mir stets dasselbe Resultat: man konnte durchaus keinen Unterschied im Bau der Körperchen wahrnehmen, bei der Eisenhämatoxylinmethode nach Heidenhain konnten aber überhaupt keine Körperchen sichtbar gemacht werden. Dieser Umstand sowie das völlig homogene Aussehen der Centrosomen im vorhergehenden Stadium scheint vielmehr zu Gunsten der endogenen Entstehung der Körperchen zu sprechen, und ich hätte mich auch ohne Weiteres dieser Meinung von Wilson angeschlossen, wenn mich der Bau und das weitere Schicksal der Centrosomen nicht zu der Ueberzeugung geführt hätten, dass die Centrosomen der Seeigeleier keine Centriolen im Boveri'schen Sinne besitzen.

Was die Frage nach dem Bau der Strahlen und der Spindelfasern betrifft, so würden wir vergebens eine Antwort auf sie in diesem Stadium suchen. Die Strahlen haben wohl das Aussehen, als wenn ihnen eine fibrilläre Structur zukomme, sie sind aber so dicht an einander gedrängt, dass man irgend welche zwischen ihnen vorhandene Wände nicht sehen kann, und gerade das wäre ja das entscheidende Moment. Unter den Spindelfasern konnte ich auch nicht mit Sicherheit die echten Spindel- und die Mantelfasern unterscheiden.

Das nächste Stadium, das man sehr häufig findet, ist in Fig. 3 dargestellt. Es ist das Stadium der späten Anaphase, und die Chromosomen sind schon sehr nahe an das Centrosom gerückt. Die Spindel hat noch keine sichtbare Veränderung erfahren, sie ist nur etwas breiter geworden, entsprechend dem Wachsthum der Centro-

somen. Die Centrosomen haben enorm an Grösse zugenommen, und ihre Gestalt ist wesentlich verändert. Aus kugelrunden Gebilden sind sie zu lang gestreckten Körpern von etwa ellipsoidaler Form geworden, das Zeichen ihrer beginnenden Theilung. Von Centriolen kann auch keine Rede sein. In allen gut differenzirbaren Hämatoxylingemischen werden die Centrosomen so deutlich gefärbt, dass an ihrer Structur kein Zweifel auftauchen kann. Sie ist schön wabig, nur sind die Waben bedeutend kleiner als diejenigen des Eiplasmas. Stellenweise sehen wir etwas dunkler gefärbte Wabenwände oder auch einzelne Waben mitsammt ihrem Inhalt. Dass wir es hier mit wirklichen Centrosomen und nicht mit Sphären zu thun haben, wie es manche Forscher annehmen wollten, hat uns Boveri mit aller Klarheit gezeigt, und ich komme deswegen auf diese Frage nicht wieder zurück und gebe auch keine Abbildungen für die Zwischenstadien, welche Fig. 2 und 3 verbinden. Sie sind zu leicht zu finden; für mich war es vielmehr von Wichtigkeit, das Centrosom in seiner stärksten Entwicklung darzustellen, da dann seine Structur am besten sichtbar zu machen ist.

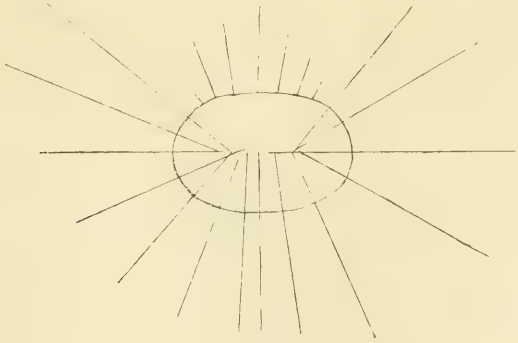


Fig. H.

Auch die Anordnung der Strahlen spricht dafür, dass das Centrosom keine Centriolen in diesem Stadium enthält. Denn die Strahlen convergiren nicht gegen zwei Punkte im Centrosom, wie es sein müsste, wenn zwei Centriolen vorhanden wären, die die Theilung des Centrosoms einleiteten. Wählt man unter den Strahlen einige und verfolgt sie vom Centrosom so weit als möglich, indem man sie einfach unter sehr starker Vergrösserung vermittels eines Zeichenapparats nachzeichnet, so ergiebt sich ein Bild, wie ich es in der Textfig. H dargestellt habe. Alle Strahlen schneiden die

Längsaxe des Centrosoms in verschiedenen Punkten, sich kreuzende Strahlen sehen wir überhaupt nicht. Etwas Anderes ergiebt sich aber aus der Betrachtung dieser Figur, dass nämlich die Strahlen Normale zu der Oberfläche des Centrosoms sind oder wenigstens so weit als möglich es zu sein anstreben. Denn die Abweichungen von der zur Centrosomenoberfläche senkrechten Stellung sind nur wenig bedeutend. Stellen wir uns auf den Boden der Bütschli'schen Theorie, so ist uns eine solche Anordnung der Strahlen selbstverständlich, da sie nur ein Ausdruck der zwischen dem Centrosom und dem Zelleib stattfindenden Diffusion sind. Es könnte allerdings der Einwand gemacht werden, dass dann die Ursache des ungleichen Wachsthums des Centrosoms unerklärt bleibe. Die Dehnung des Centrosoms in die Länge wird ja aber auch durch die Theilung und das Auseinanderweichen der Centriolen nicht erklärt, sondern nur in Zusammenhang gestellt. Da nun die Strahlen nicht durch das Centrosom gehen, sondern an seiner Oberfläche enden, so müssten wir den Centriolen eine ganz besondere anziehende Kraft zuschreiben, die es ihnen ermöglichte, durch die Substanz des Centrosoms hindurch auf die Richtung der Strahlen einen Einfluss auszuüben, eine Annahme, die auch theoretisch kaum gerechtfertigt wäre und auch durch die Beobachtung nicht bestätigt wird.

Zwischen diesem Stadium und dem nächsten, das ich abbilde, sind nun auch viele Verbindungsstufen vorhanden, die ich nur deswegen übergehe, weil die Fig. 4 uns den ganzen Process viel anschaulicher zu Gesicht bringt. Wir finden hier das Centrosom etwas kleiner gegenüber dem vorhergehenden Stadium, und seine Substanz unterscheidet sich durch grössere Compactheit. Es wird viel intensiver gefärbt, die Waben sind nicht mehr so klein und in Folge dessen weniger zahlreich. Einige Wände zeichnen sich wiederum durch ganz besonders dunkle Färbung aus. Die Strahlen sind auch in ihrer Zahl stark zurückgegangen, und obgleich sie jetzt fast das ganze Ei durchsetzen, so zeichnen sie sich durch verschiedene Merkmale von den vorhergehenden aus: Sie besitzen sicher keine fibrilläre Structur, sondern stellen die Wände der Waben dar, die in die Länge gezogen sind. Um das Centrosom herum sieht man eine helle Zone, die von den Strahlen durchsetzt wird. Bei starker Abblendung des Gesichtsfeldes im Mikroskop kann man sie sehr deutlich sehen, wie sie an das Centrosom herantreten. Die helle Zone selbst wird dadurch gebildet, dass hier nur die Strahlen, und zwar ihre dünnsten Partien, sich befinden.

Dort wo die helle Zone endet, finden wir aber die Strahlen beträchtlich verdickt, und bald treten auch die Querwände der Waben auf. Die Waben sind in Reihen angeordnet, die erst nach der Peripherie hin etwas verschoben werden und schliesslich solchen Waben Platz machen, die keine besondere Anordnung mehr aufweisen. In diesem Stadium, wo die Strahlen in ihrer Hauptmasse bereits geschwunden sind, können wir also mit Sicherheit ihren Bau feststellen und behaupten, dass es keine selbständigen Gebilde sind, sondern nur bestimmt angeordnete Wabenwände darstellen, also thatsächlich der Ausdruck der im Eiplasma sich abspielenden Processe sind.

In seiner letzten Abhandlung kommt bekanntlich auch Wilson zu demselben Resultat, und ich glaube, dass daran gar nicht zu zweifeln ist. Anders verhält es sich mit der Frage nach den Centriolen, und hier gehe ich mit den beiden berühmten Zellenforschern aus einander. Denn auch in diesem Stadium konnte ich weder eine noch mehrere Centriolen feststellen, und auch hier stimmt die Anordnung der Strahlen nicht mit der vermuthlichen Lage der Centriolen zusammen, wenn solche wirklich vorhanden wären. Nur selten erhält man Bilder, die an Centriolen bis zu einem gewissen Grade erinnern könnten. Ein solches Bild habe ich in Fig. 5 absichtlich wiedergegeben, aber auch hier kann von distincten Körnchen nicht die Rede sein. Wohl erinnert dieses Bild an dasjenige, das Boveri in tab. 3 fig. 30 abgebildet hat (in seinen Zellen-Studien, Heft 4). Aber das, was als feine Körnelung bei einer Vergrösserung von 1 : 1000 erscheint, wird bei einer solchen von 1 : 2300 in ein schönes Wabennetz zerlegt, wie es meine Abbildung zeigt. Wenn wir uns aber fragen, was denn die von mir abgebildeten Körnchen anders sein können als Centriolen, so bliebe die einzige Antwort übrig, dass, wenn es keine Kunstproducte sind, sie das Resultat einer chemischen Umwandlung des Centrosoms darstellen. Eine solche chemische Umwandlung ist für uns nichts Sonderbares nach allem, was wir von dem Wachsthum der Centrosomen wissen, denn schwerlich könnten die Centrosomen solche Imbibitionskraft besitzen, wenn sie nicht zu gleicher Zeit die imbibirten Stoffe in der einen oder der andern Weise chemisch verarbeiteten. Dieser Gedanke ist durchaus nicht neu und schon von vielen Seiten berührt und ausgesprochen worden, und ich hebe ihn hier nur hervor, um meinen eignen Standpunkt klarer hinzustellen.

Damit will ich durchaus nicht sagen, dass ich die Existenz der

Centriolen überhaupt bezweifle. Ich behaupte nur, dass sie im Seeigelei nicht vorhanden sind, dass sie also ein Gebilde von noch untergeordneterer Bedeutung sind als die Centrosomen selbst. Der Leser möge sich nicht durch diesen Satz befremdet fühlen. In den Zellen, oder, sagen wir besser, bei den Organismen, deren Zellen Centrosomen besitzen, spielen diese eine nicht zu unterschätzende sehr wichtige Rolle bei der Theilung. Wir kennen aber Organismen, deren Zellen keine Centrosomen besitzen, wie die höhern Pflanzen z. B., und sind also durchaus berechtigt, den Centrosomen eine auf einen bestimmten Kreis beschränkte Bedeutung zuzuschreiben. So ist es, meine ich, auch in Betreff der Centriolen, die als differenzirte Gebilde vielleicht manchem Organismus zukommen, aber in andern wieder fehlen. Selbstverständlich findet in den Zellen, die keine Centriolen besitzen, auch keine indirecte Theilung der Centrosomen statt.

Zum Schluss dieses Capitels gebe ich noch eine Photographie (Taf. 10), die Herr Dr. Moszkowski die Freundlichkeit hatte mir nach meinem Präparat zu machen. Es ist das schon so oft beschriebene und umstrittene Object: die erste Richtungsspindel des *Thysanozoon*-Eies. Das Thier war mit der Flemming'schen Flüssigkeit fixirt und dann in Saffranin gefärbt, da sich diese Färbung für das genannte Object als die bei weitem beste erwies. Die Mikrophotographie ist sehr gut gelungen, nur was die Centrosomen selbst betrifft, so sind ihre Conturen nicht scharf heraus gekommen, weil die beiden in etwas verschiedenen Ebenen mit dem Kerne liegen; am Präparat selbst sind sie so scharf umschrieben, wie es nur zu wünschen ist, so dass ich dieses Präparat sogar zu Demonstrationen für Anfänger benutze. Selbst bei der stärksten Vergrösserung erscheinen beide Centrosomen ganz gleichmässig gefärbt, und Eisenhämatoxylinfärbung ergab mir keine bessere Differenzirung. Es konnte keine Spur von Centriolen nachgewiesen werden, und solche sind voraussichtlich nicht vorhanden. Der Kern ist noch von einer deutlichen Membran umgeben, das Chromatin in ihm zeigt aber schon die beginnende Anordnung zu den bekannten Acht- und X figuren. Um die Centrosomen herum sehen wir die bereits schön ausgebildete Strahlung, die aber noch beträchtlich hinter der zurücksteht, die im Stadium der Anaphase zu sehen ist. Auch sind die Strahlen noch so spärlich, dass sie deutlich aus einander zu halten sind; in diesem Stadium des *Thysanozoon*-Eies haben wir also das Bild, das uns bei dem Seeigelei gefehlt hat, nämlich die Entstehung der Strahlen. Denn hier sehen

wir deutlich, dass die Strahlen dadurch gebildet werden, dass die einzelnen Waben stark in die Länge gezogen werden und auch ihre Lage verändern, während sie gegen den Dotter hin, der als grosse dunkle Flecke auf der Photographie den Rand einnimmt, immer unregelmässiger werden und die strahlige Anordnung allmählich vollständig verlieren. Ich muss hier noch beiläufig bemerken, dass die auf der Photographie abgebildeten Centren wirkliche Centrosomen im Boveri'schen Sinne sind, da die Strahlen bis an sie herantreten, in ihnen aber nicht weiter verfolgt werden können. Irgend welche andere Structuren als die Centrosomen konnte ich in keinem meiner Präparate finden und glaube, dass von einer Sphäre in Folge dessen im *Thysanozoon*-Ei keine Rede sein kann.

Fassen wir die Ergebnisse dieser Betrachtungen zusammen, so ergiebt es sich, dass die Bilder, welche uns die Seeigeleier liefern, eine Stütze für die Bütschli'sche Auffassung bilden. Nur glaube ich sie in so fern modificiren zu müssen, dass ich nicht einfach Imbibition des Centrosoms postulire, sondern eine chemische Reaction voraussetze, die es ermöglicht, immer neue Quantitäten von im Zelleib vorhandenen Stoffen zu binden. Eigentliche Strahlen giebt es nicht, sie werden durch die Umlagerung der Wabenwände erzeugt, sind also nichts Anderes als der Ausdruck der bei der Zelltheilung waltenden Kräfte. Ihre Substanz ist die Substanz der Wabenwände; ein besonderes Archoplasma, oder Kinoplasma, oder wie es auch heissen mag, existirt nicht, wenn auch eine chemisch andere Beschaffenheit der „Strahlen" nicht ausgeschlossen ist.

5. Das Verhalten des Centrosoms bei der künstlichen Parthenogenese der Seeigel. Centrosomen und Cytastere.

Wir wenden uns jetzt zu der viel umstrittenen Frage nach der Neubildung der Centrosomen. Es ist durch die verschiedensten Beobachtungen jetzt wohl mit Sicherheit fest gestellt, dass die Centrosomen bei der gewöhnlichen, normalen Zelltheilung nie zu Grunde gehen, sondern ihre Individualität behalten. Erst nach der zweiten Reifungstheilung im Ei geht dss Eicentrosoma verloren und wird bekanntlich von dem Centrosom des Spermatozoons ersetzt. Für die parthenogenetischen Eier blieb es lange unbekannt, in welcher Weise hier das Centrosom entsteht; es wurde vermuthet, dass das Eicentrosoma hier nicht verschwindet, sondern die Fähigkeit behält, sich weiter zu theilen, und es gelang mir thatsächlich, dies für die

parthenogenetischen Eier von *Artemia salina* mit ziemlich grosser Sicherheit zu zeigen. Wir können auf Grund dieser Beobachtung mit Recht dasselbe auch für alle andern parthenogenetischen Eier behaupten, so lange keine dem widersprechenden Thatsachen bekannt geworden sind.

Wenn aber für gewöhnlich die Centrosomen von Zelle zu Zelle durch Theilung fortgepflanzt werden, so schliesst dies die Möglichkeit einer Neubildung der Centrosomen unter bestimmten Bedingungen durchaus nicht aus. Bei den Versuchen, die Seeigeleier zur parthenogenetischen Entwicklung anzureizen, fällt es jedem Beobachter auf, dass im Ei Strahlungen erzeugt werden, die denjenigen des in normaler Furchung begriffenen Eies auffallend ähnlich sind. Drei Möglichkeiten sind hier von vorn herein vorhanden. Die oft in grosser Zahl entstandenen Strahlungen können Abkömmlinge des Eicentrosomas sein, das durch die Salzlösung zur Theilung angeregt wurde; oder die Centrosomen mit ihren Strahlungen können „de novo" gebildet sein; oder endlich, es können neben künstlich „de novo" erzeugten Centrosomen in demselben Ei auch solche vorhanden sein, die Abkömmlinge des Eicentrosomas sind.

Alle diese Möglichkeiten sind schon von verschiedener Seite in Erwägung gezogen. Boveri sprach sich in einer seiner Schriften ganz deutlich zu Gunsten der Annahme aus, dass die „künstlichen Astrosphären" von Morgan, oder die „Cytastere", wie sie Wilson benennt, Abkömmlinge des Eicentrosoms sind, wurde aber schliesslich durch die neuen Arbeiten von Wilson von der entgegengesetzten Meinung überzeugt. Auch Yves Delage drückte denselben Gedanken vor einem Jahr ganz deutlich aus, ohne allerdings die nöthigen Beweise zu erbringen. „Les agents qui déterminent la parthénogenèse expérimentale paraissent donc agir en provoquant une exitation de l'ovocentre et des substances achromatiques synergiques, par suite de laquelle celui-ci, au lieu de subir une atrophie ou une paralysie qui l'annihile, entre en action, se multiplie, segmente le noyau et détermine finalement la formation de blastomères."

Dieser Anschauung steht zur Zeit schroff gegenüber die andere, die die Neubildung der Centrosomen vertritt. Die an schönen Beobachtungen so reiche Arbeit von Wilson bedeutete einen Wendepunkt in unsern Anschauungen, so dass selbst Boveri, wie wir gesehen haben, die Individualität der Centrosomen auf die normale Zelltheilung beschränken musste. Von den Wilson'schen Ergebnissen interessiren uns hier am meisten die folgenden: „Asters

are formed in enucleated fragments produced by shaking the egg to pieces, and these asters also may multiply by division, but no cytoplasmic cleavage occurs.

Like the cleavage-asters, the cytasters both in entire eggs and in enucleated fragments, may contain deeply staining central bodies indistinguishable from centrosomes. In the entire eggs division of the cytasters is preceded by division of the central bodies."

„The centrosomes, both of the cleavage-figure and of the cytasters, are primarily formed de novo."

Ganz besonders spricht zu Gunsten dieser Anschauung der Umstand, dass auch in kernlosen Eifragmenten nach Wilson Strahlungen und Centrosomen erzeugt werden konnten. Wohl ist zwischen den Cytasteren der kernhaltigen und denjenigen der kernlosen Eier ein sichtbarer Unterschied vorhanden, denn nur die erstern vermögen die Plasmatheilung zu vollziehen. Man muss aber nicht vergessen, dass auch normalen Centrosomen unter Umständen die Fähigkeit, den Zellkörper zu theilen, genommen werden kann. Auch ist der Umstand von grossem Werthe, dass die Cytastere der kernlosen Eifragmente sich selbst theilen konnten, sicher ein Beweis dafür, dass in ihnen ein thätiges Centrum enthalten ist. Was die Entstehungsweise solcher Cytastere betrifft, so ist durch die Beobachtungen von Wilson kein Beweis dafür erbracht, dass sie in kernhaltigen und kernlosen Eiern genau dieselbe sei oder sich durch irgend ein wesentliches Moment unterscheide.

Für die kernhaltigen Eier führt Wilson die Bildung der Centrosomen auf eine Thätigkeit des Kernes zurück, wenn ich ihn richtig verstehe, und ähnlich sucht in seiner Arbeit über denselben Gegenstand Wassilieff zu zeigen, dass die Centrosomen vom Kern aus entstehen. Seine Bilder kann ich aber nicht für beweisend genug halten, da meine eignen ihnen oft auffallend ähnlich sind und doch sicher ganz andern Ursprung haben. Die Arbeit von Stevens endlich bestätigt nur die Neubildung der Centrosomen, ohne in irgend welcher Weise sichere Bilder zu liefern.

Es war für mich bei Beginn meiner Arbeit durchaus glaubwürdig, dass Centrosomen „de novo" gebildet werden können, wenn ich auch für die normalen Zelltheilungen durchaus die Individualitätshypothese der Centrosomen vertrat. Erst im Laufe meiner Untersuchungen gewann ich immer mehr und mehr die Ueberzeugung, dass eine Neubildung der Centrosomen n i e stattfindet, dass vielmehr allen neugebildeten echten Strahlungen als Centren echte Centro-

somen dienen, die durch die Theilung des Eicentrosomas entstanden sind. Dieses Resultat stimmte überein mit den Anschauungen von BOVERI und DELAGE, und auch WEISMANN hielt es von vorn herein für das Wahrscheinlichste, was er auch zu einem Vortrag von mir über die natürliche und künstliche Parthenogenese, den ich in der Freiburger Naturforschenden Gesellschaft gehalten habe, geäussert hat.

Das erste, was in mir Zweifel an der Richtigkeit der WILSON-schen Beobachtungen hervorrief, war allerdings nur ein negatives Resultat. Viele in dieser Richtung gemachte Versuche erhoben aber allmählich das negative Resultat auf die Höhe eines positiven. Unter allen kernlosen Fragmenten, die ich genau in derselben Weise behandelt habe wie die kernhaltigen Eier, konnte ich kein einziges finden, das eine echte Strahlung mit Centrosomen besessen hätte. Nur centrosomenlose Strahlungen, die ich weiter unten beschreiben werde, und selbst diese nur in seltenen Fällen und stets in geringer Zahl, wurden in kernlosen Eifragmenten gebildet. Das Verfahren war bei diesen Experimenten selbstverständlich dasselbe, wie es auch andere Forscher schon angewandt hatten. Eier wurden mit allen Vorsichtsmaassregeln den Ovarien entnommen und in reinem Seewasser mit fein zerschlagenem Glase geschüttelt. Dann wurden die kernlosen Eifragmente herausgesucht, was übrigens keine besondern Schwierigkeiten darbietet. Diese Eifragmente wurden noch einmal bei starker Vergrösserung auf ihre Kernlosigkeit geprüft, dann vorsichtig mit einer Pipette in die Salzlösung gebracht, aber erst nachdem sie sich in reinem Seewasser abgerundet hatten. Zur Controlle wurde stets eine Portion der Eier aus dem Ovarium, ohne sie mit Glas zu schütteln, in frisches Seewasser gebracht, in dem sie ebenso lange verweilen mussten wie die Versuchsfragmente, um sicher zu sein, dass der Aufenthalt im Seewasser den Eiern keinen Schaden thut. Die kernlosen Eifragmente wurden getrennt in Uhrgläschen mit Seewasser gehalten, so dass man immer sicher war, dasselbe Eifragment vor Augen zu haben. Ein Theil der so behandelten Eifragmente wurde auch in bestimmten Zeitabständen conservirt und nachher eingebettet, geschnitten, gefärbt und untersucht.

Die Controlleier wurden zu gleicher Zeit mit den Eifragmenten aus dem Seewasser in die Salzlösung gebracht, zum Theil während des Lebens untersucht, zum Theil auch in derselben Weise conservirt. Die Controlleier und die Eifragmente waren also genau

denselben Bedingungen unterworfen; sollte eine Entwicklung der Cytastere in kernlosen Eistücken möglich sein, so könnte sie nicht ausbleiben, wenn sich solche in Controlleiern entwickelten. Trotzdem aber, dass alle Controlleier schöne Strahlungen mit Centrosomen in ihren Centren aufwiesen, blieben die Eifragmente unverändert, und gingen dann nach Ablauf der üblichen Zeit allmählich zu Grunde.

Nun dachte ich, dass das Schütteln einen störenden Einfluss auf die Entwicklung der Strahlungen ausüben könne. Aber dies wurde durch zwei Versuche widerlegt. Schüttelt man nämlich Eier im Reagensglase mit fein zerriebenen Deckgläschen, so bleibt ein grosser Theil der Eier intact, während die andern zerschnitten werden. Diese intact gebliebenen Eier entwickelten nun nach der Behandlung mit Salzlösungen durchweg schöne Strahlungen, waren also durch das Schütteln in keiner Weise geschädigt. Um das Schütteln andrerseits ganz zu beseitigen, wurden einzelne dem Ovarium frisch entnommene Eier auf einem Objectträger in einem Tropfen Seewasser mit Hülfe eines kleinen Messerchens in Theile geschnitten. Ich stellte mir das Messerchen so her, dass ich eine gewöhnliche gute Nähnadel über Feuer so zusammenbog, dass die beiden Schenkel einen Winkel von etwa 135° bildeten. In einen Nadelhalter eingeschraubt, wurde nun die Nadel auf einem feinen Schleifstein so geschliffen, dass sich ein feines sehr scharfes Messerchen bildete, das wegen seiner Biegung die Durchschneidung des Eies leichter erlaubte als jede andere Einrichtung. Zu Beginn ist das Durchschneiden etwas schwierig, man übt sich aber sehr rasch ein, und ich konnte vermittels dieses kleinen Messerchens ein Ei in wenigen Minuten bis in 8 Theile zerschneiden. Da dabei starke Vergrösserungen nicht schaden, so kann man unter dem Mikroskop mit aller wünschenswerthen Sicherheit kernlose Eitheile enthalten. Diese runden sich in Wasser viel schneller als durch Schütteln hergestellte ab, aber eine echte Strahlung entwickelt sich in ihnen ebenso wenig wie in den letztern.

Man wird verstehen, warum ich Angesichts dieser negativen Versuche zu der Ueberzeugung gekommen bin, dass Centrosomen in kernlosen Eifragmenten überhaupt nicht „de novo“ gebildet werden können. Aber auch das Resultat der mikroskopischen Untersuchungen an gut fixirten Controlleiern bestärkt mich in dieser Auffassung. Denn hier können wir die ganze Entwicklung der Strahlungen Schritt für Schritt verfolgen, wir können die Entstehung der Centrosomen aus dem Eicentrosom nachweisen, ja wir können den Unter-

schied der echten Centrosomen und Strahlungen von künstlichen Strahlungen ohne Centrosomen im selben Ei feststellen.

Die Art und Weise, wie die Strahlungen im Ei entstehen, stimmt nicht ganz mit den Beobachtungen anderer Forscher überein. Es kann wohl eine primäre Strahlung erzeugt werden, die dann wieder verschwindet; oft kommt es aber gar nicht zur Ausbildung der primären Strahlung, sondern es werden auf einmal mehrere Strahlungen sichtbar, wie ich es in Fig. 8 zu veranschaulichen gesucht habe. Schon ein flüchtiger Blick auf diese Abbildung genügt, um sich darüber klar zu werden, dass hier zwei verschiedene Arten von Strahlungen vorhanden sind. Zwei von ihnen haben grosse, helle Centren (man denke nicht etwa, dass das die Kerne sind. Dieses Ei enthält noch den ungetheilten weiblichen Pronucleus, der auf einen andern Schnitt derselben Serie zu liegen kam). Die zwei andern Strahlungen sind viel kleiner und bestehen aus einer geringen Zahl von Strahlen, die gegen einen Punkt convergiren und bei dieser Vergrösserung kein sichtbares Centrum enthalten. Für gewöhnlich sind diese centrenlosen Strahlungen im lebenden Ei nicht sichtbar. Nur die centrenhaltigen treten deutlich schon bei schwachen Vergrösserungen auf. Erst nach der Fixirung und Färbung werden die andern auch sichtbar.

Dass uns hier thatsächlich verschiedene Gebilde vorliegen, lehrt uns die mikroskopische Untersuchung solcher Eier, die noch vor der Bildung des zweiten Richtungskörperchens in die Salzlösung gebracht wurden. Ein solches Ei habe ich in Fig. 13 wiedergegeben. Wir sehen die zweite Richtungsspindel, die zwar etwas zu schräge gelegen ist, sonst aber ein durchaus normales Aussehen besitzt. Die beiden Strahlungen sind stark entwickelt, und in ihrer Mitte ist eine hellere Zone sichtbar, die bei stärkerer Vergrösserung sich als ein stark angewachsenes Centrosom erweist, wohl in Folge der Einwirkung der Salzlösung. An verschiedenen Stellen des Eiplasmas sieht man ausserdem kleine Strahlungen oder vereinzelte Strahlen, die offenbar mit der Astrosphäre nichts zu thun haben. Diese kleinen Strahlungen sind nun dieselben, die wir auch in Eifragmenten erzeugt sahen und die auch in spätern Stadien der Eifurchung gelegentlich entstehen können. Um mit ihnen rasch fertig zu werden und sie dann zum Vergleich mit den echten Strahlungen heranziehen zu können, genügt es auf die Fig. 23 zu verweisen, um über ihre Entstehungsweise sofort ins Klare zu kommen. Diese Strahlung ist einem Ei entnommen, in dem bereits viele echte Strahlungen

vorhanden waren, und ist bei sehr starker Vergrösserung abgebildet. Wir sehen, dass diese Strahlung thatsächlich kein Centrosom besitzt, dass die Strahlen vielmehr einfach gegen einen Mittelpunkt convergiren und dadurch gebildet werden, dass die einzelnen Waben die Form von Pyramiden angenommen haben, die mit ihren Spitzen gegen einen Punkt gerichtet sind. Die Zahl der Strahlen ist nur sehr gering, selten überschreitet sie 10, und für gewöhnlich findet man 5—7 Strahlen. Ihre Länge beschränkt sich auf die Länge einer oder nur weniger Waben. Interessant ist es zu bemerken, dass die Dotterkügelchen, wenn solche im Ei erhalten blieben, niemals ins wirkliche Centrum dieser Strahlungen zu liegen kommen, sondern sich nur in der Nähe desselben befinden und dann gelegentlich auf dem Schnitt über dem Centralpunkt erscheinen, wodurch sie auf den ersten Blick ein Centralkorn vortäuschen können. Man erkennt aber alsbald seine richtige Lage; zudem färbt es sich auch immer so wie die übrigen Dotterkügelchen und nicht wie Centrosomen. Vielleicht sind an diese künstlichen Strahlungen im Plasma diejenigen Strahlungen anzureihen, welche uns manchmal in riesigen Kernen parthenogenetischer Blastulae entgegen treten. So sehen wir in Fig. 12 in dem grossen Kern drei Strahlungen, deren Ausgangspunkte auf der Kernmembran oder nahe derselben in dem Kerngerüst zu liegen scheinen. Die auf solche Weise im Kern gelegenen Strahlungen scheinen ohne besondern Einfluss auf die Vertheilung der Chromosomen zu sein und sind wahrscheinlich auf verlagerte Waben des Kerngerüstes zurückzuführen.

Einem ganz andern Bilde begegnen wir in der Entwicklung der echten Strahlungen. Die Grösse und die Zahl der Strahlen sowie das Vorhandensein eines Centrosoms unterscheiden sie auffallend von den kleinen künstlichen Strahlungen. Untersucht man ganz junge Eier, die eben den zweiten Richtungskörper gebildet haben und nicht mehr als eine halbe Stunde in der NaCl-Lösung verblieben, so sieht man das Eicentrosom, von einer starken Strahlung umgeben, an der Peripherie des Eies liegen. Meistens ist dann der Kern noch ohne Membran neben dem Centrosoma gelegen und liegt auf dem Schnitt unter diesem, besonders wenn seine Membran schon ausgebildet ist; so scheint es, als wenn die Strahlung um den Kern herum gebildet wäre. Das Bild eines solchen Eicentrosomas, das eben an der Richtungstheilung betheiligt war und durch die Einwirkung der Salzlösung angeregt ist, gebe ich in Fig. 14 wieder. Der Kern ist auf dieser Abbildung nicht zu sehen; was wir vor

uns haben, ist das stark gewachsene Centrosoma. Dafür spricht seine schöne wabige Structur, die bei starken Vergrösserungen deutlich hervortritt, sowie der Umstand, dass auf dem Nebenschnitt Chromosomen liegen, die noch einer Kernmembran entbehren. Auf demselben Schnitt sehen wir ferner abgebildet 4 centrenlose Strahlungen. Dieses Bild halte ich nun für dasjenige, welches von den Autoren als primäre Strahlung beschrieben ist.

Diese primäre Strahlung geht nun thatsächlich nach einiger Zeit verloren, und erst später erscheinen die „Cytastere" von Wilson. Es scheint also, dass das Eicentrosoma nicht ohne Weiteres theilungsfähig ist, sondern einer Ruhepause bedarf, die der normalen Rückbildung mit nachträglichem Absterben entspricht. Aber selbst in dem Falle, wenn die Eier ganz reif in die Salzlösung gebracht werden, was wohl der häufigere Fall sein wird, wird das Eicentrosoma zuerst so angeregt, dass sich um dasselbe eine stark ausgeprägte Strahlung entwickelt, die dann naturgemäss auch als „primäre" bezeichnet wird, in Wirklichkeit es aber nicht ist, und die unter Umständen verschwindet.

Wie dem auch sei, immer finden wir nach einer Weile das zur Ruhe gekommene Eicentrosom wieder von einer lebhaften Strahlung umgeben, was auf eine beginnende Thätigkeit desselben hinweist. Der Bau der Strahlung sowie die Grösse und die Beschaffenheit des Centrosoms erinnern dann so stark an das Eicentrosom, dass man wohl mit einer gewissen Sicherheit die beiden identificiren kann. Dafür spricht auch der Umstand, dass von nun an die Centrosomen, die bald in so grosser Zahl im Ei vorhanden sind, nur noch durch Theilung entstehen. Wäre das erste „de novo" gebildet, warum sollten sich dann nicht andere auch „de novo" bilden können? Warum ist eine weitere „de novo"-Bildung ausgeschlossen? Nach Allem, was wir bis jetzt gezeigt haben, ist nur eine Antwort möglich: dass es eben überhaupt keine „de novo"-Bildung der Centrosomen giebt.

Man möge sich aber nicht wundern, dass das Eicentrosoma nicht ohne Weiteres zur Theilung anregbar ist, dass es einer Ruhepause bedarf, wie wir es eben gezeigt haben. Bringt man nämlich solche Eier in die Salzlösung, die noch das Keimbläschen enthalten, also noch vor der ersten Reifungstheilung stehen und in Folge dessen sicher ein noch lebensfähiges Centrosoma enthalten, so ist dieses Centrosoma mit derselben Salzlösung, die ich zu meinen Versuchen verwandte, unter keinen Umständen zur Theilung oder Strahlenbildung anzuregen. Das Ei bleibt unverändert, und selbst

centrenlose Strahlungen entstehen in ihm selten und in geringer Zahl, wie ich gezeigt habe. Dies spricht aber dafür, dass das Centrosoma überhaupt nur dann von den Salzlösungen zur Theilung und Strahlenentwicklung angeregt werden kann, wenn es sich in einem bestimmten Zustande befindet, d. h. eine entsprechende chemische Constitution aufweist.

Ich habe in Fig. 15—20 die ganze Entwicklung der Strahlungen im Ei abgebildet, und zwar stets bei derselben Vergrösserung. Das erste abgebildete Stadium besteht aus einem Amphiaster, wobei der Kern allerdings keine Anzeichen einer Vorbereitung zur Theilung zeigt (Fig. 15). Die Strahlungen sind schön ausgebildet, in ihrem Centrum liegt ein Centrosoma, das bei starken Vergrösserungen sehr deutlich hervortritt und ganz scharf umschrieben ist und das ich nur deshalb nicht abbilde, weil ich ein solches des nächsten Stadiums wiedergebe. Was die Strahlung anbetrifft, so unterscheidet sie sich von der einer normalen ersten Furchungsspindel nur durch die geringere Länge der Strahlen, während ihre Zahl so gross ist, dass die ganze Strahlung sehr dicht erscheint. Jetzt beginnt eines der beiden Centrosomen sich zu theilen und entfernt sich von dem Muttercentrosom so weit, wie dieses selbst von dem andern Centrosom entfernt ist (Fig. 16). Wir sehen auf dieser Abbildung noch die Verbindung zwischen den drei so entstandenen Centrosomen, von denen also zwei zu einer jüngern Generation als das dritte gehören und etwa halb so gross sind. Die Verbindung zwischen den dreien geht bald verloren, und nun theilt sich auch das ältere Centrosom in zwei neue. Dieses Stadium ist in Fig. 17 wiedergegeben. Das betreffende Ei wurde zuerst mit Böhmer'schem Hämatoxylin gefärbt und untersucht und dann wieder entfärbt und nach der Heidenhain'schen Eisenhämatoxylinmethode behandelt, um die Verbindung, die übrigens auch früher deutlich zu sehen war, noch schärfer hervortreten zu lassen. Zu gleicher Zeit sieht man, dass die vier jetzt gleich grossen Centrosomen von einander ungefähr gleich weit entfernt sind.

Untersucht man ein Ei in diesem Stadium bei sehr starker Vergrösserung, so kann man die Structur der Centrosomen deutlich sehen, vorausgesetzt, dass man mit gewöhnlichem Hämatoxylin gefärbte Präparate hat, da auch hier das Eisenhämatoxylin selbstverständlich gleichmässige Färbung ergiebt oder falsche Structuren vortäuscht. Wir sehen ein solches Centrosom in Fig. 21 abgebildet, aus einem Ei, das noch drei andere Centrosomen besass. Es kann

als kugelrund bezeichnet werden, wenn man von der leichten Zerrung absieht. Die Structur ist als deutlich wabig zu erkennen, wenn auch die Waben sehr klein sind; hie und da sieht man auch dunkel gefärbte Körnchen im Centrosom enthalten, die ich aber aus schon erörterten Gründen nicht für Centriolen halten kann. Interessant ist das Verhalten der Strahlen in diesem Stadium. Sie sind ziemlich dick und oft an den Enden angeschwollen. Auf den ersten Blick könnte man sie auch für differenzirte selbständige Gebilde halten, aber genauere Untersuchung der betreffenden Bilder lehrt uns, dass die Strahlen auch hier in derselben Weise gebildet werden wie in normalen Asteren. Nur sind hier die Wände der Waben etwas ungewöhnlich stark verdickt und scheint um das Centrosom herum sich eine besondere Zone auszubilden, die aus sehr dicht gestellten dünnen Strahlen, oder kleinen Waben mit sehr dünnen Wänden, wenn man will, besteht.

Diese Zone entwickelt sich in manchen Fällen zu einer richtigen, gut differenzirten Sphäre, wie sie uns in Fig. 22 vor Augen tritt. Dieses Ei ist nur um ein Stadium älter als das vorhergehende; es enthält 5 Centrosomen. Dass die Grösse der Centrosomen stark von derjenigen des eben beschriebenen abweicht, ist nur ein untergeordnetes Moment, da ja auch in normalen Eiern die Grösse der Centrosomen Schwankungen ausgesetzt ist. Die Form des untern Centrosoms zeigt, dass es sich zur weitern Theilung anschickt, das obere ist noch nicht in die Länge gezogen, und in seinem Innern sieht man einige sehr dunkel gefärbte Körner. In den beiden Sphären zerstreut sieht man dunkel gefärbte Dotterkügelchen. Die Strahlen durchsetzen die Sphären und können mit Leichtigkeit bis an die Centrosomen verfolgt werden. Der Kern ist noch immer ungetheilt, wenn auch sein Chromatin zu deutlichen Chromosomen ausgebildet ist, die hier in sehr grosser Zahl vorhanden sind. Uebrigens beginnt der Kern überhaupt sich erst dann zu theilen, wenn das Ei nach Ablauf der nöthigen Zeit ins reine Seewasser zurückgebracht ist.

Kehren wir jetzt zu unsern frühern Bildern zurück. Die vier, durch Theilung aus dem Eicentrosoma entstandenen Tochtercentrosomen fahren in der Salzlösung fort sich zu theilen. Dabei muss eine grosse Regelmässigkeit der Theilungen bestehen, denn die jungen Centrosomen suchen immer sich in gleichen Abständen von einander einzustellen. Dabei gehen die sie verbindenden Spindeln noch lange Zeit verloren, und die Centrosomen sind in Folge dessen

auf einem Schnitte so gelagert, dass sie einen Kreis oder Kranz bilden (Fig. 18). Der ungetheilte Kern liegt auch in demselben Kreise und hat stets an zwei Polen Centrosomen mit Strahlungen. Das ganze Bild ist sehr charakteristisch und offenbar ein unvermeidliches Stadium, da es immer in grosser Zahl zu finden ist und zu den nächsten ohne jede Schwierigkeit hinüber führt. Dieses Stadium besteht darin, dass zwischen den inzwischen beträchtlich vermehrten Centrosomen die sie verbindenden Spindeln nicht mehr verloren gehen, sondern erhalten bleiben (Fig. 19), was den Centrosomenring auf dem Schnitte vollständig geschlossen erscheinen lässt. Dieses Erhaltenbleiben der Spindeln beruht offenbar darauf, dass die Centrosomen nun in zu grosser Zahl im Ei vorhanden sind und nicht genügend weit aus einander gehen können, um die Spindeln zu zerreissen. Dieses Stadium führt andrerseits zum letzten von mir abgebildeten Stadium über, das schon oft die Bewunderung anderer Forscher hervorgerufen hat und das darin besteht, dass das ganze Ei, so zu sagen, von Strahlungen durchsetzt ist (Fig. 20). Es entsteht einfach dadurch, dass die nun in ausserordentlich grosser Zahl vorhandenen Centrosomen keinen Platz mehr in der früher von ihnen gebildeten Sphäre haben und in Folge dessen ins Eiinnere und an seine Peripherie zu wandern gezwungen sind, da der Abstand zwischen den einzelnen Centrosomen offenbar nicht überschritten werden kann, wie es uns diese Bilder zeigen. Man vergleiche nur Fig. 19 mit Fig. 20, und man wird sofort die Richtigkeit dieser Auffassung erkennen, da der Abstand zwischen den einzelnen Centrosomen in beiden Eiern ungefähr derselbe, die Zahl der Strahlungen aber in dem letzten Ei beträchtlich grösser ist.

Eine Partie desselben Eies, das in Fig. 20 abgebildet ist, habe ich bei viel stärkerer Vergrösserung in Fig. 24 wiedergegeben. Man sieht, wie die einzelnen Centrosomen unter einander mit Spindeln verbunden sind. In diesem letzten Stadium der Centrosomenentwicklung sind die Spindeln äusserst arm an Fasern. Meistens sieht man zwischen benachbarten Centrosomen nur drei Spindelfasern, von denen zwei durchlaufend sind, während die dritte einen Winkel bildet, dessen Sitze einen Ausgangspunkt für eine ähnliche Faser bildet, die zum dritten Centrosom gehört. Aehnliche geknickte Spindelfasern sieht man nicht allein zwischen drei Centrosomen, sondern hie und da auch zwischen vier und fünf auftreten. Die Strahlung um das Centrosom ist so dicht und wird so dunkel gefärbt, dass das Centrosom selbst nur schwer als dunkler gefärbte

innere Partie zu erkennen ist. Trotzdem genügt ein oberflächlicher Vergleich dieser Strahlungen mit den schon beschriebenen centrenlosen Strahlungen, um den Unterschied zwischen beiden auch hier auffallend zu machen. Ich habe zu diesem Zwecke mit Absicht die Figg. 21—24 bei derselben Vergrösserung, 1 : 2300, abgebildet. Wir sehen, wie das Eicentrosom durch wiederholte Theilungen, die ihm künstlich aufgezwungen werden, immer kleiner wird und in Fig. 24 seine kleinsten Dimensionen erreicht. Es ist aber, wie auch die ganze Strahlung, immer noch beträchtlich grösser als die in Fig. 23 abgebildete centrenlose Strahlung.

Ich sage, dass die Centrosomen und Strahlungen im Stadium Fig. 24 ihre kleinsten Dimensionen erreicht haben, weil ich nie kleinere erzeugen konnte. Dies muss von derselben Eigenschaft der Centrosomen abhängen, deren ich schon gedachte, nämlich dass sie nicht auf beliebige Entfernung von einander gebracht werden können, sondern eine bestimmte Nähe nicht überschreiten. In Folge dessen kann man im Seeigelei auch nicht beliebig viel Centrosomen erzeugen, sondern nur so viel, als im Ei Platz finden können, wenn sie die möglichst geringe Entfernung von einander einnehmen. Man könnte diese maximale Zahl für das Seeigelei mathematisch berechnen, ich unterlasse es aber, weil ich es nicht besonders interessant oder werthvoll finde.

Aus dieser maximalen Zahl der Centrosomen ergiebt sich aber Folgendes: man darf nicht ein unbefruchtetes Seeigelei beliebig lange in der Salzlösung lassen, weil sonst solche Verschiebungen und Veränderungen im Plasma stattfinden, welche nicht mehr reparirt werden können. Für die KCl-Lösung schwankte diese Grenze in meinen Versuchen zwischen 5 und 8 Stunden. Eier, die 8 Stunden in der Salzlösung gelegen sind, können nicht mehr zur Entwicklung gebracht werden und gehen im Seewasser allmählich zu Grunde.

Aber auch von den früher ins Seewasser gebrachten Eiern entwickeln sich durchaus nicht alle, wie dies Jedem leider zu gut bekannt ist, der Versuche über künstliche Parthenogenese angestellt hat. Zum Zustandekommen einer lebensfähigen Larve ist es unerlässlich, dass die ersten Theilungen wo möglich richtig ablaufen, dass also jede Tochterzelle wo möglich nur ein Centrosom und wenigstens annähernd gleiche Zahl von Chromosomen erhält. Die Kerne haben nur allzu grosse Neigung, unter Einwirkung der Salzlösung die Zahl der Chromosomen entweder ins Ungeheure zu vermehren, ohne sich selbst dabei zu theilen, oder später, wenn die

Eier in reines Seewasser zurückgebracht sind, sich ohne Längsspaltung der Chromosomen in der Weise immer zu verkleinern, dass die Chromosomen auf die Tochterzellen verschieden vertheilt werden, ein Vorgang, der nur mit der Reductionstheilung bei der zweiten Reifungstheilung verglichen werden kann. Besonders häufig entstehen solche künstliche Reductionstheilungen natürlich unter dem gleichzeitigen Einfluss mehrerer Centrosomen, am schlimmsten der sog. Dreier, von denen ich einen in Fig. 9 wiedergebe, um seine Aehnlichkeit mit einem solchen Dreier hervorzuheben, der wie in Boveri's Versuchen durch Ueberbefruchtung entstanden ist.

Wenn aber keine Centrosomen de novo gebildet werden und die Wirkung der Salzlösung sich darauf beschränkt, das Eicentrosoma zu weitern Theilungen anzuregen, so ist es von vorn herein zu erwarten, dass man dasselbe Ziel auf verschiedene Weise erreichen kann. Diese Vermuthung ist durchaus berechtigt, und die Thatsachen bestätigen sie in glänzender Weise. Man hat die künstliche Parthenogenese geradezu mit entgegengesetzten Mitteln hervorgerufen, so durch starkes Abkühlen und durch Erwärmen; durch energisches Schütteln, was wohl als Reizmittel angesehen werden darf, und durch Behandlung mit ganz schwachem Alkohol; durch Bürsten; durch die verschiedensten Salzlösungen in den verschiedensten Concentrationen; endlich durch Kohlensäure, durch Salzsäure, Schwefelsäure etc., deren Wirkungen kaum auf ein gemeinsames Princip zurückgeführt werden könnten, wenn wir eine andere Erklärung geben wollten. Eine Neubildung der Centrosomen durch so verschiedenartig wirkende Mittel zu erklären, scheint mir ein Ding der Unmöglichkeit, während wir uns gut denken können, dass die Wirkungen aller dieser Mittel auf das Eiplasma, so verschieden sie auch sein mögen, zwischen diesem letztern und dem Centrosoma eine solche Reaction hervorrufen, die eine Theilung des Centrosoms zur Folge hat, die, mit andern Worten, das sonst zum Tode verurtheilte Centrosoma am Leben erhält. Ich hoffe, dass meine Untersuchung die Richtigkeit dieser Anschauung einwandsfrei bewiesen hat.

6. Das Wesen der künstlichen Parthenogenese und ihre Beziehungen zur natürlichen Parthenogenese.

Es bleiben mir nur noch wenige Worte über das Wesen der künstlichen Parthenogenese zu sagen. So lange man an die Möglichkeit dachte, Centrosomen „de novo“ zu erzeugen, war den Ver-

muthungen über die Wirkung der die künstliche Parthenogenese erzeugenden Mittel ein grosser Spielraum gelassen. Man suchte die Aehnlichkeit mit dem Process der Befruchtung hervorzuheben. Bald sollte es die Wirkung der chemischen Stoffe auf das Ei sein, die derjenigen der Spermatozoonkerne gleichkomme; bald war es wieder nichts anderes als die Wirkung des veränderten osmotischen Druckes und der natürlichen Parthenogenese vollständig gleichkommend, ja diese selbst nur die Folge des veränderten osmotischen Druckes und unter Umständen für alle Organismen möglich. Ich habe dieser verschiedenen Anschauungen schon an anderm Orte gedacht und sie kritisch beleuchtet. Damals habe ich auf die Unhaltbarkeit solcher sich widersprechenden Identificirungen hingewiesen und den Gedanken ausgedrückt, dass die künstliche Parthenogenese eine Erscheinung für sich sei, die weder der Befruchtung noch der natürlichen Parthenogenese gleich gestellt werden darf. Es fehlte mir aber noch an sichern Thatsachen, die meinen Gedanken bestätigten. Jetzt habe ich diese Thatsachen erbracht, und wir können uns noch einmal die wichtigsten Momente ins Gedächtniss zurückrufen und der künstlichen einelterlichen Fortpflanzung, einerlei ob Parthenogenese oder Merogonie, den richtigen Platz in der Reihe der andern biologischen Erscheinungen anweisen.

Die ursprüngliche Form der Fortpflanzung wird wohl zweifellos die einfache Theilung gewesen sein, wie sie noch jetzt bei den niedersten Organismen, den Bakterien, mit der einzigen bis jetzt bekannt gewordenen Ausnahme des *Bacillus bütschlii* [1]), stattfindet. Mit der Ausbildung eines differenzirten Kernes tritt diese Fortpflanzungsweise immer mehr zu Gunsten der geschlechtlichen zurück, wenn sie auch in Form der Theilung und Knospung modificirt und weiter ausgebaut noch bei vielen Thiergruppen und Pflanzen erhalten ist. Gewiss aber konnte die Befruchtung, so wie sie bei den Metazoen jetzt stattfindet, erst dann sich entwickeln, wenn eine solche Verschiedenheit der Geschlechtszellen ausgebildet wurde, dass die Eier sich nicht mehr ohne Befruchtung entwickeln konnten. WEISMANN hat schon seit längerer Zeit gezeigt, welchen Vortheil die Befruchtung darbot: das ist die „Amphimixis". Es ist aber auch klar, dass zur Steigerung dieses Vortheils der Kern immer mehr differen-

1) Neuerdings ist auch für *Bacillus sporonema* von SCHAUDINN ein der Copulation ähnlicher Vorgang nachgewiesen, in: Arch. Protistenkunde, V. 2, 1903.

zirt und specialisirt werden musste, dass das Centrosoma vom Kern getrennt wurde, um als selbständiges Organ weiter zu bestehen und dass das Eicentrosoma seine Lebensfähigkeit nach der zweiten Reifungstheilung zu Gunsten des Centrosomas des Spermatozoons eingebüsst hat, um die Amphimixis zur Nothwendigkeit zu machen. Es ist also nichts der Weismann'schen Theorie Widersprechendes darin enthalten, dass die Kerne vieler Protozoen anders gebaut sind als die Metazoenkerne. Ist doch auch der Körper der Protozoen den verschiedensten Einflüssen viel mehr zugänglich als der Körper der Metazoen. Wir dürfen uns daher nicht wundern, dass man in der formenreichen Gruppe der Einzelligen alle Uebergänge von Arten mit gut differenzirten Kernen mit Chromosomen und getrenntem Centrosoma zu solchen findet, die keinen besondern Theilungsapparat besitzen und Kerne mit noch nicht individualisirten Chromosomen aufweisen. Die Ergebnisse der Zellenlehre, wie sie aus dem Studium der Metazoen gewonnen sind, können natürlich nicht ohne Einschränkungen auf die Protozoen übertragen werden, wie dies ganz richtig Schaudinn bemerkt. Aber zu glauben, dass die Zellenlehre von diesen Ergebnissen sich lossagen müsse, weil die Protozoen nicht in Allem mit den Metazoen stimmen, wäre ein Verzicht auf jede Erklärung selbst solcher Thatsachen, die ohne jede Schwierigkeit erklärt werden können.

Aus der Individualitätshypothese in der Form, wie sie von Weismann gelehrt wird, d. h. aus der Forderung einer qualitativen Verschiedenheit der Chromosomen bei ihrer essentiellen Gleichwerthigkeit ergiebt sich aber weiter mit Klarheit, dass die natürliche Parthenogenese, wie es vor Allem Weismann und dann auch ich selbst gezeigt haben, als eine secundäre Anpassung aufzufassen ist, und nicht als die ursprüngliche Fortpflanzungsform, wie es Wedekind zu zeigen sucht. Ich habe darauf hingewiesen, wie die Entstehung der Geschlechtsorgane aus den Richtungskörpern bei der Drohne im Lichte der Weismann'schen Hypothese zu erklären ist. In allen bekannt gewordenen Fällen von natürlicher Parthenogenese sehen wir die Zahl der Chromosomen und ihre Individualität auf die eine oder die andere Weise erhalten und eine Einrichtung getroffen, um die qualitative Ausgleichung derselben zu verhindern. Zu gleicher Zeit konnte ich wenigstens für die Eier von *Artemia salina* mit Sicherheit die Fortdauer des Eicentrosomas nachweisen. Erinnern wir uns an das Verhalten der Centrosomen bei *Myzostoma* und *Crepidula*, wie sie durch Wheeler und Conklin

in der Befruchtung der genannten Thiere uns bekannt geworden sind, so haben wir alle denkbaren Uebergänge von dem Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung in allen andern Fällen zu demjenigen der natürlichen Parthenogenese. Es sind dies: 1. Centrosoma des Spermatozoons, nach dem Absterben des Eicentrosomas, als einziger Theilungsapparat der befruchteten Eizelle. — Die meisten Metazoen. 2. Eicentrosoma und Centrosoma des Spermatozoons, an den beiden Polen der befruchteten Eizelle — *Crepidula*. 3. Eicentrosoma, nach dem Absterben des Centrosomas des Spermatozoons, als einziger Theilungsapparat der befruchteten Eizelle — *Myzostoma*. 4. Eicentrosoma der unbefruchteten Eizellen — bei der natürlichen Parthenogenese. Es ist nicht unmöglich, dass diese Etappen bei der phylogenetischen Entwicklung sowie Rückbildung alle durchgemacht wurden.

Die Stellung der künstlichen Parthogenese und der Merogonie in der Reihe der natürlichen Arten der Fortpflanzung ergiebt sich nun ohne Schwierigkeiten. Es ist ein lebensfähiges Centrosom, das jedes mal die Theilungen des Eiplasmas veranlasst. Im Falle der Merogonie ist es das Centrosoma des Spermatozoons, das ohne Weiteres die Theilungen vermitteln und reguliren kann, während bei der künstlichen Parthenogenese erst eine künstliche Anregung des noch nicht abgestorbenen Eicentrosomas stattfinden muss. WILSON ist es gelungen, durch Aetherisirung in den befruchteten Seeigeleiern das Eicentrosoma zur Lebensthätigkeit anzuregen und einen Monaster neben dem Amphiaster des Spermakerns zu erzeugen, wobei drei Zellen gebildet wurden. Dasselbe Eicentrosoma o h n e das Hinzutreten des Spermatozoons künstlich angeregt, ergiebt die Theilungen der künstlichen Parthenogenese. Dass diese Theilungen oft nicht so glatt ablaufen wie diejenigen der Merogonie, liegt an der Schwierigkeit, den richtigen Moment zur Uebertragung der Eier in frisches Seewasser zu finden, denn Uebererzeugung der Centrosomen führt zu falschen Theilungen.

Aber ein anderes, viel wichtigeres Moment spielt die Hauptrolle in den beiden künstlichen einelterlichen Fortpflanzungsformen: das ist das Verhalten der Chromosomen. Diese bleiben in ihrer reducirten Zahl bestehen, da die Zellen kein Selbstregulationsvermögen besitzen, und darum ist es unstatthaft, die künstliche Parthenogenese der natürlichen gleich zu stellen. Nur in den Fällen, wo durch die Einwirkung der Salzlösungen oder der Kohlensäure die Bildung des zweiten Richtungskörpers verhindert wird und die Zahl der Chromosomen in Folge dessen eine normale bleibt, kann man die künstliche

Entwicklung von der natürlichen nicht unterscheiden, und sie ergiebt auch normale Larven. Will man wahre künstliche Parthenogenese erhalten, so muss man den Reiz auf die Eier im Stadium der Anaphase der ersten Richtungsspindel einwirken lassen, wie es Delage für die Seesterne gezeigt hat. Jede andere Entwicklung, wie sie einem Vorkern auch aufgezwungen wird, bleibt pathologisch.

Betrachten wir die Resultate der künstlichen wahren und der künstlichen pathologischen Parthenogenese, so kann uns die Thatsache nicht entgehen, dass die letztere zu abnormen Larven führt, was ganz besonders deutlich von Tichomiroff für *Bombyx mori* gezeigt ist. Zwei Antworten wären auf die Frage möglich, warum bei der reducirten Chromosomenzahl die Entwicklung abnorm verläuft? Entweder liegt das daran, dass man den passenden Erreger, die richtige Salzlösung, noch nicht entdeckt hat; oder aber es ist die bestimmte Chromosomenzahl für die richtige Entwicklung unentbehrlich, wie ich es etwas weiter oben angedeutet habe. Die erste dieser Antworten kann dadurch zurückgewiesen werden, dass die Art des Reizes offenbar verschieden sein kann, wie uns die Experimente lehren. Da wir den Effect des Reizes kennen — die Anregung des Centrosomas zur Theilung —, so ist die beste Lösung leicht herzustellen. Die Ursache der falschen Entwicklung kann also darin nicht gesucht werden.

Die Ursache der Abweichungen von der normalen Entwicklung liegt, meiner Meinung nach, in den veränderten Beziehungen zwischen den einzelnen Zellorganen. Ich stelle mir nämlich die Sache so vor, dass jeder Zelle durch ihre physikalisch-chemische Constitution eine bestimmte Form vorgeschrieben ist und dass diese Form nur in bestimmten Grenzen schwanken kann. Da aber das Plasma nur eine untergeordnete Rolle spielt, so wird seine Form, d. h. die Zellform, von dem Zustande des Kernes und des Centrosomas bedingt. Jeder bestimmten combinirten Veränderung der drei Zelltheile muss, meiner Meinung nach, eine ganz bestimmte Veränderung der Zellform folgen. In den normalen Lebensbedingungen werden diese Grenzen der möglichen Schwankungen der Zellform von der Aussenwelt sehr wenig oder gar nicht beeinflusst (die Schwerkraft für manche Arten ausgenommen). Mit der Theilung der Eizelle in zwei Furchungszellen tritt aber ein neuer mächtiger Factor hinzu, das ist die Beziehung der beiden Zellen zu einander. Hier werden die neuen, von der Eizelle durchaus verschiedenen Grenzen der möglichen Formschwankungen durch den letzten Umstand noch eingeschränkt.

Je weiter die Teilungen fortschreiten, um so geringer werden die Schwankungen des Zellencomplexes. Die Zellen repariren, so zu sagen, gegenseitig die begangenen Fehler. Sie repariren sie in Folge einer mechanischen Nothwendigkeit, deren Ursache in der jedesmaligen gegenwärtigen Constitution der Zellen selbst liegt. Ein normaler Organismus könnte also als das Resultat andauernder gegenseitiger Reparaturen der Zellen und Zellencomplexe betrachtet werden.

Ich kann diese Gedanken hier nicht näher begründen und unterlasse es auch, sie eingehender zu besprechen. Ich hoffe aber in der Zukunft einmal auf diese Probleme zurückzukommen und dann ausführlich meine Gedanken von den Grenzen der möglichen Schwankungen darzulegen. Für jetzt genügt uns das Gesagte, denn mein Standpunkt ergiebt sich daraus mit Klarheit. Ist durch die Veränderung der Constitution der Zelle eine Veränderung der Grenzen der für sie möglichen Formschwankungen gegeben, so ist es selbstverständlich, dass das Resultat der Theilungen einer Eizelle mit der reducirten Chromosomenzahl von demjenigen der normalen Verhältnisse abweichen muss. Da jedes Chromosom de potentia die Anlage für den ganzen Organismus besitzt und auf das Protoplasma einen entsprechenden formenden Einfluss ausübt, so wird die abnorme Grösse der Grenzen der möglichen Schwankungen allmählich mit der fortschreitenden Entwicklung eingeschränkt, und es resultirt eine Larve, die doch lebensfähig ist. Wie gross die Schwankungen bei der künstlichen Parthenogenese sein können, wird zur Genüge bekannt sein, und ebenso haben die meisten Forscher die allmähliche Reparatur im Laufe der Larvenbildung beobachtet und beschrieben. Es unterliegt also keinem Zweifel, dass solche Reparaturen stattfinden können. Die Grenzen der möglichen Schwankungen würden aber wachsen für jede nächste Generation, da die Chromosomenzahl immer wieder reducirt wäre, bis sie schliesslich solche Grösse erreichen würden, dass eine Reparatur nicht mehr möglich wäre. Dies ist der Grund, den ich im Sinne hatte, als ich schrieb, dass die künstliche Parthenogenese zum Aussterben der Art führen würde, wenn sie auf mehrere Generationen ausgedehnt werden könnte.

Freiburg i. B., 21. Juli 1903.

Literaturverzeichniss.

1. Albrecht, E., Untersuchungen zur Structur des Seeigeleies, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, 1898.
2. Ariola, V., La natura della partenogenesi nell' Arbacia pustulosa, in: Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Genova, 1901.
3. Bachmetjew, P., Ein Versuch, die Frage über die Parthenogenese der Drohnen mittels der analytisch-statistischen Methode zu lösen, in: Allg. Z. Entomol., V. 8, 1903.
4. Ballowitz, E., Ueber Sichtbarkeit und Aussehen der ungefärbten Centrosomen in ruhenden Gewebszellen, in: Z. wiss. Mikrosk., V. 14, 1897.
5. Boveri, Th., Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, V. 5, 1889.
6. —, Befruchtung, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 1, 1891.
7. —, Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies nebst allgemeinen Bemerkungen über Centrosomen und Verwandtes, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.), V. 29, 1895.
8. —, Ueber die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier etc., in: Arch. Entw.-Mech., V. 2, 1895.
9. —, Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse, in: Festschr. Kupffer, Jena 1899.
10. —, Zellenstudien, Heft 4, Jena 1900.
11. —, Merogonie (Y. Delage) und Ephebogenesis (B. Rawitz), neue Namen für eine alte Sache, in: Anat. Anz., V. 2, 1901.
12. —, Ueber die Polarität des Seeigeleies, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.), V. 34, 1901.
13. —, Die Polarität von Ovocyte, Ei und Larve von Strongylocentrotus lividus, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat., 1901.

14. BOVERI, TH., Das Problem der Befruchtung, Jena 1902.

15. —, Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.), V. 35, 1902.

16. BRYCE, TH. E., Maturation of the ovum in Echinus esculentus, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 46, 1902.

17. —, Artificial parthenogenesis and fertilization: a Review, ibid., 1903.

18. BULLER, A. H. R., The fertilization process in Echinoidea, in: Rep. Brit. Assoc., 70. Meet., 1901.

19. BÜRGER, O., Ueber Attractionssphären in den Zellkörpern einer Leibesflüssigkeit, in: Anat. Anz., V. 6, 1891.

20. —, Was sind die Attractionssphären und ihre Centralkörper?, ibid., 1892.

21. BÜTSCHLI, O., Ueber die sogenannten Centralkörper der Zelle und ihre Bedeutung, in: Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg (N. F.), V. 4, 1891.

22. —, Ueber die künstliche Nachahmung der karyokinetischen Figuren, ibid., V. 5, 1892.

23. v. BUTTEL-REEPEN, H., Die Parthenogenesis bei der Honigbiene, in: Natur und Schule, V. 1, 1902.

24. —, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, Leipzig 1903.

25. CASTLE, W. E., The heredity of sex, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College, V. 40, 1903.

26. CONKLIN, E. G., Centrosome and sphere in the maturation, fertilization and cleavage of Crepidula, in: Anat. Anz., V. 19, 1901.

27. —, Karyokinesis and cytokinesis in the maturation, fertilization and cleavage of Crepidula and other Gasteropoda, in: J. Acad. Sc. Philadelphia (2), V. 12, 1902.

28. CREMER, M., Ueber die Einwirkung von Forellensamenpressaft auf Forelleneier, in: SB. Ges. Morphol. Physiol. München, V. 16, 1900.

29. CZERMAK, N., Das Centrosoma im Befruchtungsmomente bei den Salmoniden, in: Anat. Anz., V. 22, 1903.

30. DE BRUYNE, C., La sphère attractive dans les cellules fixes du tissu conjonctive, in: Bull. Acad. Sc. Belgique, V. 30, 1895.

31. DELAGE, YVES, Embryons sans noyau maternel, in: CR. Acad. Sc. (Paris), V. 127, 1898.

32. —, Etudes sur la Mérogonie, in: Arch. Zool. exp. (3), V. 5, 1899.

33. —, Sur la maturation cytoplasmique et le déterminisme de la parthénogenèse expérimentale, in: CR. Acad. Sc. (Paris), V. 133, 1901.

34. —, Sur le mode d'action de l'acide carbonique dans la parthénogenèse expérimentale (Asterias), ibid., V. 135, 1902.

35. —, L'acide carbonique comme agent de choix de la parthénogenèse expérimentale chez les Astéries, ibid., V. 135, 1902.

36. Delage, Yves, Etudes expérimentales sur la maturation cytoplasmique et sur la parthénogenèse artificielle chez les échinodermes, in: Arch. Zool. exp. (3), V. 9, 1902.

37. —, Les théories de la fécondation, in: Verh. 5. internat. Zool. Congr. (Berlin), 1902.

38. —, Nouvelles recherches sur la parthénogenèse expérimentale chez Asterias glacialis, in: Arch. Zool. exp. (3), V. 10, 1902.

39. —, L'Hérédité et les grands problèmes de la biologie générale. Paris 1903.

40. v. Erlanger, R., Zur Kenntniss der Kern- und Zelltheilung. 2. Ueber die Befruchtung und erste Theilung des Seeigeleies, in: Biol. Ctrbl., V. 18, 1898.

41. Fick, R., Eireifung und Befruchtung, in: Jahresber. Anat. Entw. Schwalbe (N. F.), V. 4, 1898.

42. Fischer, A., Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas, Jena 1899.

43. Flemming, W., Morphologie der Zelle, in: Ergebn. Anat. Entw., 1899.

44. Fol, H., Le quadrille des centres, in: Arch. Sc. phys. nat., V. 2, 25, 1891.

45. Fürst, E., Ueber Centrosomen bei Ascaris megalocephala, in: Arch. mikroskop. Anat., V. 52, 1898.

46. Giard, A., Sur la pseudogamie osmotique (Tonogamie), in: CR. Soc. Biol. (Paris), V. 53, 1901.

47. —, Développement des oeufs d'Echinodermes sous l'influence d'actions kinétiques anormales (solutions salines ou hybridation), ibid., V. 52, 1900.

48. —, Sur le développement parthénogénétique de la microgamète des Métazoaires, ibid., V. 52, 1900.

49. —, A propos de la parthénogénèse artificelle des oeufs d'Echinodermes, ibid., V. 52, 1900.

50. Giardina, A., Note sul mecanismo della fecondazione e della divisione cellulare, studiato principalmente in uova di echini, in: Anat. Anz., V. 21 u. 22, 1902 u. 1903.

51. Greely, A. W., Artificial parthenogenesis in starfish (Asterias forbesii) produced by a lowering of temperature, in: Amer. J. Physiol., V. 6, 1902.

52. Häcker, V., Ueber die Bedeutung der Centrosomen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 42, 1893.

53. —, Ueber den heutigen Stand der Centrosomenfrage, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1894.

54. —, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899.

55. —, Mitosen im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge, in: Anat. Anz., V. 17, 1900.

56. HÄCKER, V., Die Reifungserscheinungen, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 8, 1898.

57. —, Ueber die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen, in: Anat. Anz., V. 20, 1902.

58. —, Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernantheile, in: Jena. Z. Naturw., V. 37 (N. F., V. 30), 1902.

59. HEIDENHAIN, M., Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellenprotoplasma, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 43, 1894.

60. —, Ueber die Mikrocentren mehrkerniger Riesenzellen sowie über die Centralkörperfrage im Allgemeinen, in: Morphol. Arb., V. 7, 1897.

61. —, Neue Erläuterungen zum Spannungsgesetz der centrirten Systeme, ibid., V. 7, 1897.

62. —, Das Protoplasma und die contractilen Fibrillärstructuren, in: Anat. Anz., V. 21, 1902.

63. HENNEGUY, L. F., Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte, in: J. Anat. Physiol., V. 27, 1891.

64. —, Sur les rapports des cils vibratils avec les centrosomes, in: Arch. Anat. microsc., V. 1, 1898.

65. HERTWIG, O., Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung, Jena 1890.

66. HERTWIG, O. u. R., Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien, Jena 1887.

67. HERTWIG, R., Ueber Centrosoma und Centralspindel, in: SB. Ges. Morph. Physiol. München, 1895.

68. —, Ueber die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies, in: Festschr. GEGENBAUR, Leipzig 1896.

69. —, Die Protozoen und die Zelltheorie, in: Arch. Protistenk., V. 1, 1902.

70. —, Ueber Correlation von Zell- und Kerngrösse und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzirung und Theilung der Zelle, in: Biol. Ctrbl., V. 23, 1903.

71. HILL, M. D., Notes on the fecondation of the egg of Sphaerechinus granularis etc., in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 38, 1896.

72. HOUSSAY, F., La forme et la vie, Paris 1900.

73. HUMPHREY, J. E., Nucleolen und Centrosomen, in: Ber. deutsch. bot. Ges., V. 12, 1894.

74. HUNTER, S. J., On the production of artificial parthenogenesis in Arbacia by the use of sea-water concentrated by evaporation, in: Amer. J. Physiol., V. 6, 1901.

75. ISHIKAWA, C., Ueber das rhythmische Auftreten der Furchungslinie bei Atyephira compressa DE HAAN, in: Arch. Entw.-Mech., V. 15, 1902.

76. Iwanzoff, N., Ueber die physiologische Bedeutung des Processes der Eireifung, in: Bull. Soc. Natur. Moscou (2), V. 11, 1897.

77. Kingsbury, B. F., The spermatogenesis of Desmognathus fusca, in: Amer. J. Anat., V. 1, 1902.

78. v. Korff, K., Weitere Beobachtungen über das Vorkommen Vförmiger Centralkörper, in: Anat. Anz., V. 19, 1901.

79. Korschelt, E. und K. Heider, Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgeschichte der wirbell. Thiere, Allg. Theil, Jena 1903.

80. v. Kostanecki, K., Ueber Centralspindelkörperchen bei karyokinetischer Zelltheilung, in: Anat. Hefte, 1891.

81. —, Ueber die Gestalt der Centrosomen im befruchteten Seeigelei, ibid., 1896.

82. —, Ueber die Bedeutung der Polstrahlung etc., in: Arch. mikrosk. Anat., V. 49, 1897.

83. —, Die Befruchtung des Eies von Myzostoma, ibid., V. 51, 1898.

84. v. Kostanecki und Siedlcki, Ueber das Verhalten der Centrosomen zum Protoplasma, ibid., V. 49, 1896.

85. v. Kostanecki u. Wierzejski, Ueber das Verhalten der sogenannten achromatischen Substanzen im befruchteten Ei, ibid., V. 47, 1896.

86. Kulagin, N. M., Der gegenwärtige Standpunkt der Frage von der geschlechtlichen Fortpflanzung der Thiere (Russisch), Moskau 1898.

87. —, Ueber die Frage der geschlechtlichen Vermehrung bei den Thieren, in: Zool. Anz., V. 21, 1898.

88. —, Zur Frage von der Befruchtung im Thierreich (Russisch), Moskau 1902.

89. Labbé, A., La Cytologie expérimentale, Paris 1898.

90. Lavdovsky, M., Von der Entstehung der chromatischen und achromatischen Substanzen in den thierischen und pflanzlichen Zellen, in: Anat. Hefte, V. 4, 1894.

91. v. Lenhossék, M., Centrosom und Sphäre in den Spinalganglien des Frosches, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 46, 1895.

92. Lillie, F. R., On the origin of the centres of the first cleavage-spindle in Unio, in: Science, V. 5, 1897.

93. —, Centrosome and sphere in the egg of Unio, in: Zool. Bull., 1898.

94. —, The organization of the egg of Unio, based on a study of its maturation, fertilization and cleavage, in: Journ. Morph., V. 17, 1900.

95. Loeb, J., Experiments on cleavage, ibid., V. 7, 1892.

96. —, Ueber Kerntheilung und Zelltheilung, in: Arch. Entw.-Mech., V. 2, 1895.

97. —, On the nature of the process of fertilization and the artificial production of normal larvae etc., in: Amer. J. Physiol., V. 3, 1899.

98. —, On the artificial production of normal larvae from the unfertilized eggs of the Sea-urchin, ibid., V. 3, 1900.

99. Loeb, J., Further experiments on artificial parthenogenesis, ibid., V. 4, 1900.

100. —, Experiments on artificial parthenogenesis etc., ibid., V. 4, 1901.

101. —, Ueber Methoden und Fehlerquellen der Versuche über künstliche Parthenogenesis, in: Arch. Entw.-Mech., V. 13, 1902.

102. —, Ueber Eireifung, natürlichen Tod und Verlängerung des Lebens beim unbefruchteten Seesternei (Asterias Forbesi) und deren Bedeutung für die Theorie der Befruchtung, in: Arch. ges. Physiol., V. 93, 1902.

103. Loeb, M. Fischer und Hugh Neilson, Weitere Versuche über künstliche Parthenogenesis, ibid., V. 87, 1901.

104. Mathews, A. P., Some ways of causing mitotic division in unfertilized Arbacia eggs, in: Amer. J. Physiol., V. 4, 1900.

105. —, Künstliche Parthenogenesis durch mechanisches Schütteln, ibid., V. 6, 1901.

106. Mead, A. D., The origin of the egg-centrosomes, in: Journ. Morph., V. 12, 1897.

107. —, The origin and behavior of the centrosomes in the Annelid egg, ibid., V. 14, 1898.

108. Meves, F., Zelltheilung, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 1898.

109. —, Ueber die Frage, ob die Centrosomen Boveri's als allgemeine und dauernde Zellorgane aufzufassen sind, in: Verh. anat. Ges. (Halle), 1902.

110. —, Richtungskörperbildung in der Spermatogenese, in: Mitth. Ver. Schleswig-Holstein. Aerzte, Jg. 11, 1903 (vgl. auch die andern Arbeiten von Meves über Spermatogenese).

111. Montgomery, T. H., The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance, in: Biol. Bull., V. 4, 1903.

112. Morgan, T. H., The fertilization of non-nucleated fragments of Echinoderm eggs, in: Arch. Entw.-Mech., V. 2, 1895.

113. —, The production of artificial astrospheres, ibid., V. 3, 1896.

114. —, The action of salt-solutions on the unfertilized and fertilized eggs of Arbacia etc., ibid., V. 8, 1899.

115. —, Further studies in the action of salt-solutions and other agents on the eggs of Arbacia, ibid., V. 10, 1900.

116. Nussbaum, M., Ueber Kern- und Zelltheilung, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 59, 1902.

117. Petrunkewitsch, A., Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat., 1901.

118. —, Das Schicksal der Richtungskörper im Drohnenei. Ein Beitrag zur Kenntniss der natürlichen Parthenogenese, ibid., V. 17, Anat., 1902.

119. —, Was lehren uns die Befruchtungserscheinungen bei der Honigbiene, in: Neue Bienen-Zeitung, V. 1, Marburg 1902.

120. Petrunkewitsch, A., Die Reifung der parthenogenetischen Eier von Artemia salina, in: Anat. Anz., V. 21, 1902.

121. Rabl, C., Ueber Zelltheilung, in: Morphol. Jahrb., V. 10, 1885.

122. —. Ueber Zelltheilung, in: Anat. Anz., V. 4, 1889.

123. Rawitz, B., Versuche über Ephebogenesis, in: Arch. Entw.-Mech., V. 11, 1900—1901.

124. —, Neue Versuche über Ephebogenesis, ibid., V. 12, 1901.

125. Reichenbach, H., Ueber Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisencolonien in künstlichen Nestern, in: Biol. Ctrbl., V. 22, 1902.

126. Reinke, F., Zellstudien, 1. u. 2. Th., in: Arch. mikrosk. Anat., V. 43 u. 44, 1894 u. 1895.

127. —, Untersuchungen über die Befruchtung und Furchung des Eies der Echinodermen, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, V. 30, 1895.

128. —, Ueber den mitotischen Druck, in: Arch. Entw.-Mech., V. 9, 1899.

129. —, Zum Beweis der trajectoriellen Natur der Plasmastrahlungen, ibid., V. 9, 1899.

130. —, Grundzüge der allgemeinen Anatomie, Wiesbaden 1901.

131. Rohde, E., Untersuchungen über den Bau der Zelle, 1. Kern und Kernkörper, in: Z. wiss. Zool., V. 73, 1903.

132. Rhumbler, L., Versuch einer mechanischen Erklärung der indirecten Zell- und Kerntheilung, I. Die Cytokinese, in: Arch. Entw.-Mech., V. 3, 1896.

133. —, Stemmen die Strahlen der Atrosphaere oder ziehen sie?, ibid., V. 4, 1897.

134. —, Physikalische Analyse der Lebenserscheinungen der Zelle, 1., 2. u. 3. Th., ibid., V. 7 u. 10, 1898 u. 1899.

135. —, Allgemeine Zellmechanik, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 8, 1898.

136. —, Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebenden Zellinhalts, in: Z. allg. Physiol., V. 1, 1902.

137. —, Mechanische Erklärung der Aehnlichkeit zwischen magnetischen Kraftliniensystemen und Zelltheilungsfiguren, in: Arch. Entw.-Mech., V. 16, 1903.

138. Schaudinn, F., Ueber das Centralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage, in: Verh. deutsch. zool. Ges., 1896.

139. Stevens, N. M., Experimental studies on eggs of Echinus microtuberculatus, in: Arch. Entw.-Mech., V. 15, 1902.

140. Strassburger, E., Ueber Cytoplasmastructuren, Kern- und Zelltheilung, in: Jahrb. wiss. Bot., V. 30, 1898.

141. —, Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich, Jena 1900.

142. Sutton, W. S., The chromosomes in heredity, in: Biol. Bull., V. 4, 1903.

143. TICHOMIROW, A., Die künstliche Parthenogenese bei Insecten, in: Arch. Anat. Physiol., 1886, Suppl.

144. —, Eigenthümlichkeiten der Entwicklung bei künstlicher Parthenogenese, in: Zool. Anz., V. 25, 1902.

145. VAN DER STRICHT, O., Contribution à l'étude de la sphère attractive, in: Bull. Acad. Sc. Belgique, V. 23, 1892.

146. —, De l'origine de la figure achromatique de l'ovule en mitose chez le Thysanozoon brocchi, in: Verh. anat. Ges. (Strassburg), 1895.

147. —, Contributions à l'études de la forme, de la structure et de la division du noyau, in: Bull. Acad. Sc. Belgique, V. 29, 1895.

148. —, La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermacentres dans l'œuf de Thysanozoon brocchi, in: Arch. Biol., V. 15, 1897.

149. —, Les ovocentres et les spermocentres d'ovule de Thysanozoon brocchi, in: Verh. anat. Ges. (Genf), 1897.

150. VEJDOVSKY u. MRAZEK, Centrosom und Periplast, in: SB. böhm. Ges. Wiss., 1898.

151. VIGNON, R., Sur les centrosomes épithéliaux, in: CR. Acad. Sc. (Paris), V. 133, 1901.

152. VIGUIER, C., La théorie de fertilization chimique de M. LOEB, ibid., V. 131, 1900.

153. —, L'hermaphroditisme et la parthénogénèse chez les Echinodermes, ibid., V. 131, 1900.

154. —, Fécondation chimique ou parthénogénèse? in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., V. 12, 1901.

155. —, Précaution à prendre dans l'étude de la parthénogénèse des Oursins, in: CR. Acad. Sc. (Paris), V. 133, 1901.

156. —, Sur la parthénogénèse artificielle, ibid., V. 135, 1902.

157. —, Influence de la température sur le développement parthénogénétique, ibid., V. 135, 1902.

158. WASSILIEFF, A., Ueber künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies, in: Biol. Ctrbl., V. 22, 1902.

159. WATASÉ, S., Homology of the centrosome, in: Journ. Morph., V. 8, 1893.

160. —, Origin of the centrosome, in: Biol. Lectures Woods Holl, 1894.

161. WEBBER, H. J., Spermatogenesis and fecundation in Zamia, in: U. S. Dep. Agric. Bull. N. 2, 1901, Washington.

162. WEDEKIND, W., Die Parthenogenese und das Sexualgesetz, in: Verh. 5. internat. Zool. Congr. (Berlin), 1902.

163. WEISMANN, A., Vorträge über Descendenztheorie, Jena 1902.

164. Wheeler, W. M., The behavior of the centrosomes in the fertilized egg of Myzostoma glabrum, in: Journ. Morph., V. 10, 1895.

165. —, The maturation, fecundation and early cleavage in Myzostoma, in: Arch. Biol., V. 15, 1897.

166. Wilson, E. B., Archoplasme, centrosome and chromatin in the Sea-urchin egg, in: Journ. Morph., V. 11, 1895.

167. —, Centrosome and middle-piece in the fertilization of the egg, in: Science, V. 5, 1897.

168. —, Considerations on cell-lineage and ancestral reminiscence, in: Ann. New York Acad. Sc., V. 11, 1898.

169. —, On protoplasmic structure in the eggs of Echinoderms and some other animals, in: Journ. Morph., V. 15, 1899.

170. —, Experimental studies in cytology, 1 u. 2, in: Arch. Entw.-Mech., V. 12 u. 13, 1901.

171. —, The cell in development and inheritance, 2. ed., London 1902.

172. Wilson and Mathews, Maturation, fertilization, and polarity in the Echinoderm egg, in: Journ. Morph., V. 10, 1895.

173. Winkler, H., Ueber die Furchung unbefruchteter Eier unter der Einwirkung von Extractivstoffen aus dem Sperma, in: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, 1900.

174. —, Ueber Merogonie und Befruchtung, in: Jahrb. wiss. Bot., V. 36, 1901.

175. Ziegler, H. E., Einige Betrachtungen zur Entwicklungsgeschichte der Echinodermen, in: Verh. deutsch. Zool. Ges., 1896.

176. —, Experimentelle Studien über die Zelltheilung, 1—4, in: Arch. Entw.-Mech., V. 6—16, 1898—1903.

177. —, Ueber die Einwirkung des Alkohols auf die Entwicklung der Seeigel, vorl. Mittheilung, in: Biol. Ctrbl., V. 23, 1903.

178. Zur Strassen, O., Ueber die Riesenembryonen bei Ascaris-Eiern, in: Arch. Entw.-Mech., V. 7, 1898.

179. —, Ueber die Lage der Centrosomen in ruhenden Zellen, ibid., V. 12, 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Strongylocentrotus lividus.

Tafel 8.

Fig. 1. Befruchtetes Ei nach der Copulation der Pronuclei, im Begriff, die erste Furchungsspindel zu bilden. Die Centrosomen an den beiden Polen noch ohne jede Spur von Strahlung. 2300 : 1.

Fig. 2. Befruchtetes Ei im Stadium der ersten Furchungsspindel. Das eine Centrosom ist auf der Zeichnung nicht abgebildet. Die Strahlung ist vollständig ausgebildet, Chromosomen in Metaphase. 2300 : 1.

Fig. 3. Befruchtetes Ei im Stadium der ersten Furchungsspindel. Centrosom stark gewachsen, sein wabiger Bau deutlich sichtbar. Anaphase. 2300 : 1.

Fig. 4. Befruchtetes Ei im Stadium der ersten Furchungsspindel. Die Strahlung im Verschwinden begriffen. Die einzelnen Strahlen können bis zum Centrosom verfolgt werden, jedoch sind sie hier dünner, so dass ein heller Hof um das Centrosom sichtbar ist. 2300 : 1.

Fig. 5. Das Centrosom der ersten Furchungsspindel in der Telophase. Anhäufung von färbbarer Substanz in der Aequatorialebene des Centrosomas. Die Strahlung fast verschwunden. 2300 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch das Ei in der Ebene der Tochterplatte der ersten Furchungsspindel. 36 Chromosomen deutlich zu zählen. Die Strahlung durchsetzt das ganze Ei. 800 : 1.

Fig. 7. Die dazu gehörige zweite Tochterplatte desselben Eies wie in Fig. 6. 36 Chromosomen. 2300 : 1.

Fig. 8. Unbefruchtetes Ei, nach 5stündiger Einwirkung der KCl-Lösung ins Seewasser zurückgebracht. Wahre Strahlungen und Cytastere. 350 : 1.

Fig. 9. Ein Triaster, hervorgerufen durch dieselbe Behandlungsweise des Eies wie in Fig. 8. 800 : 1.

Fig. 10. Querschnitt durch ein Blastulastadium eines sich unter der Einwirkung der KCL-Lösung nach Uebertragen in Seewasser entwickelnden Eies. 580 : 1.

Fig. 11. Dasselbe Bild eines andern Eies nach gleicher Behandlungsweise. 350 : 1.

Fig. 12. Dasselbe Bild eines in gleicher Weise behandelten Eies, das in seiner Entwicklung vom normalen Entwicklungstypus befruchteter Eier am wenigsten abwich. 580 : 1.

Tafel 9.

Fig. 13. Schnitt durch ein unbefruchtetes Ei nach $1^1/_2$stündiger Einwirkung der NCl-Lösung. Man sieht die zweite Richtungsspindel und einige Cytastere. 580 : 1.

Fig. 14. Ein Ei unter gleicher Behandlungsweise nach dem Ausstossen des zweiten Richtungskörpers. Es ist das zurückgebliebene Eicentrosoma mit voller Strahlung und vier Cytastere zu sehen. 580 : 1.

Fig. 15—20. Die Bildung der Centrosomen im unbefruchteten Ei nach der Behandlung derselben mit künstlichen Salzlösungen. 580 : 1.

Fig. 15. Zwei Centrosomen durch Theilung des Eicentrosomas entstanden.

Fig. 16. Ein drittes Centrosom durch Theilung des einen der vorhergehenden entstanden. Zwischen beiden eine Spindel sichtbar.

Fig. 17. Desgleichen mit vier Centrosomen. Das Ei wurde nachträglich mit Hämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt, um die Spindel zwischen den zwei, eben durch Theilung entstandenen Centrosomen schärfer hervortreten zu lassen.

Fig. 18. Ein weiter vorgerücktes Stadium mit vielen Centrosomen, die sich im Kreise (in einer Sphäre) zu ordnen beginnen.

Fig. 19. Der Kreis der Centrosomen ist vollständig geschlossen; er wird besonders deutlich durch die Spindeln zwischen den einzelnen Centrosomen, die Abstände zwischen letztern sind ziemlich gleich gross.

Fig. 20. Stadium der vollen Centrosomenentwicklung. Man sieht die abnehmende Grösse der Centrosomen und ihrer Strahlungen. Die Zahl der einzelnen Strahlen um jedes Centrosom ist beträchtlich vermindert. Viele Centrosomen sind noch durch Spindeln mit einander verbunden.

Fig. 21. Schnitt durch ein Ei, in welchem durch $4^1/_2$stündige Behandlung mit einer NaCl-Lösung sich vier Centrosomen aus dem Eicentrosom gebildet haben. Man kann im Centrosom noch die Wabenstructur erkennen. Einige tiefer gefärbte Verdichtungen sichtbar. 2300 : 1.

Fig. 22. Partie aus einem ähnlich behandelten Ei, in dem fünf Centrosomen entstanden sind. Man sieht die Strahlen, Sphären und Centrosomen (die innerste, dunkel gefärbte Partie), letztere mit noch dunklern Körnern. 2300 : 1.

Fig. 23. Echter künstlicher Cytaster ohne Centrosom aus demselben Ei, ebenso stark vergrössert. 2300 : 1.

Fig. 24. Partie aus dem Ei Fig. 20 bei starker Vergrösserung. Alle Strahlen der Spindeln eingetragen. Es sind ihrer meistens nur drei zwischen jedem Centrosom. 2300 : 1.

Tafel 10.

Die erste Richtungsspindel des Eies von *Thysanozoon brocchii*. Man sieht die Entstehung der Strahlen durch die Anordnung der Waben. Photographie bei einer Vergrösserung von 1 : 2000 nach einem Präparat, das mit Saffranin gefärbt wurde.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Keimfleck und Synapsis.

Studien an der Samenreifung von Hydra viridis.

Von

Dr. **Konrad Guenther** (Freiburg i. B.).

Hierzu Taf. 11.

In meiner Arbeit (9) „Ueber den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung" habe ich die Rolle des Keimfleckes bei der Eireifung zu ergründen gesucht. Ich konnte verfolgen, wie in den jüngsten Oocyten von *Holothuria tubulosa* das Kernplasma sich an einer Stelle ansammelte, wie sich dann in der Mitte dieses Haufens eine immer grösser werdende Flüssigkeitsvacuole bildete, um die sich das Kernplasma dann herumlegte und abrundete. In dieser Weise wurde der Nucleolus gebildet, und nun durchsetzten sich seine beiden Theile, die vom Kernplasma gebildete Aussenkapsel und die Vacuole, derartig, dass ein feines Maschenwerk im Keimfleck entstand. Dieses war aber nicht von langer Dauer, bald lagerte sich am Rande des Nucleolus eine dunkle Substanz ab, gleichzeitig begann auch von der Mitte aus das Maschenwerk in einer Verdunklung zu verschwinden. Nun begann das Chromatin auszuwandern und sich im ganzen Kern anzulagern, während der Nucleolus nichts an Grösse verlor. Die Auflösung des Nucleolus vor oder während der Richtungstheilungen habe ich dann am Seeigelei beobachtet.

Indem ich nun diese Befunde mit denen anderer Autoren verglich, gelangte ich zu folgender Auffassung der Bedeutung des Keim-

flecks: Der Nucleolus im reifenden Ei stellt einen vom Kerngerüst ausgeschiedenen Tropfen vor, in den das Chromatin hineindringt, um sich in ihm zu sondern und für seine Teilung zu ordnen. Nach seinem Austritt hinterlässt es den „Metanucleolus", der entweder als überschüssiges Chromatin oder als Abspaltungsproduct aufzufassen ist, welches letztere wohl im regen Stoffwechsel zwischen Chromatin und Nucleolarflüssigkeit entstanden ist.

Diese Ansicht sollte natürlich nur der Versuch einer Deutung sein, und vor Allem musste festgestellt werden, ob sie auch durch die Beobachtungen anderer Autoren gestützt werden konnte. Wie schon oben erwähnt, habe ich in meiner Arbeit eine grössere Anzahl Angaben aus Schriften über reifende Eier durchgenommen, und dabei hat es sich in der That herausgestellt, dass sie obiger Deutung nicht widersprechen. War aber ein derartiger Vorgang in der Eireifung so allgemein, so konnte man auch auf seine Wichtigkeit schliessen, und daraus ergab es sich dann wiederum — bei unserer heutigen Auffassung von Ei- und Spermazelle —, dass auch bei dieser letztern sich Aehnliches abspielen müsse. Aus diesem Grunde habe ich auch verschiedene Angaben über Spermatogenese durchgesehen und habe mich dann selbst nach einem passenden Material hierzu umgesehen. Als vorzüglich geeignet erwies sich unser grüner Wasserpolyp, *Hydra viridis*, und über die Samenreifung dieses Thieres will ich nun ausführlich berichten, nachdem ich in einer vorläufigen Mittheilung (10) schon die Hauptresultate meiner Untersuchung kundgegeben habe.

Im Herbst 1902 fand sich *Hydra viridis* in kleinen Tümpeln in der nächsten Umgebung von Freiburg im Breisgau in ziemlicher Anzahl vor, und auch im Frühjahr 1903 konnte ich sie wieder beobachten. Die erstern brachte ich in ein geräumiges Aquarium und fütterte sie mit Cladoceren und Copepoden reichlich, worauf sie sich zuerst ungeschlechtlich ungeheuer vermehrten, dann aber gegen Winteranfang die Hodenanschwellungen zeigten. Eigentümlich war, dass, während fast jedes Individuum einen oder mehrere Hoden aufwies, ich während der ganzen Zeit und ebenso im Frühjahr keine einzige Eibildung finden konnte.

Zur Fixirung habe ich zwei Flüssigkeiten angewandt, erstens die Platinpikrinosmiumessigsäure nach VOM RATH und zweitens die GILSON'sche Flüssigkeit in der stärker alkoholischen Modification,

wie sie Petrunkewitsch (22) angiebt. In dem erstern Gemisch konnten die Objecte nur 20 Minuten bleiben, im zweiten bis zu 24 Stunden; bessere Resultate erzielte ich mit Gilson, da hiernach die Färbung nach Heidenhain vorgenommen werden konnte, die die klarsten Bilder lieferte. Die Differenzirung mit Eisensalzlösung nach der Behandlung mit Heidenhain's Hämatoxylin war sehr schwierig, da es bei der Kleinheit des Objects auf grosse Genauigkeit ankam. Ausserdem färbte ich noch mit Böhmer's Hämatoxylin. Versuche mit andern Tingirungsflüssigkeiten führten zu keinen annehmbaren Ergebnissen.

Vor der Färbung habe ich die fixirten Polypen mit Boraxkarmin behandelt, um sie im Paraffin nicht zu verlieren. Die 2 μ dünnen Schnitte wurden bei Vermeidung von Eiweiss-Glycerin nur mit Wasser auf den Objectträger gebracht. Die fertiggestellten Präparate habe ich mit 1000facher und 1500facher Vergrösserung durchgesehen und die Zeichnungen alle unter 1500facher Vergrösserung und zwar mit Hülfe des Abbé'schen Zeichenapparats und Zeiss'scher homogener Immersion angefertigt. Die Zuhülfenahme einer Mikroskopirlampe war diesmal nicht nöthig.

Ich will nun zur Beschreibung meiner Befunde übergehen.

Zur Uebersicht über den Hoden verweise ich auf die Abbildung in Korschelt u. Heider's (14) Entwicklungsgeschichte, Allgemeiner Theil p. 470. Die Entstehung des Hodens ist ebendort mit kurzen Worten geschildert, die ich durch meine Untersuchungen bestätigen kann. Die Reste des durch die Hodenanschwellung emporgehobenen, ektodermalen Epithels habe ich fast in jedem Hoden finden können, und deutlich grenzten die gewöhnlichen Ektodermzellen gegen die Spermazellen ab, noch deutlicher konnte ich die mit emporgehobenen Nesselzellen erkennen; bei einigen von diesen konnte man trefflich die histologischen Einzelheiten sehen, andere waren ohne Zweifel in Degeneration begriffen. Ausnahmsweise fanden sich die im Entoderm so zahlreichen Algenzellen auch hin und wieder im Hoden.

Wenn der Hoden noch in einem frühen Stadium der Ausbildung ist, das heisst noch nicht die bekannte mammaförmige Gestalt zeigt, sondern nur eine flache Anschwellung bildet, zeigen die in ihm enthaltenen Zellen, also die Spermatogonien, eine Kernstructur, die

nicht von der der Ektodermzellen unterschieden ist. Es ist das auch auf dem oben erwähnten Bilde in KORSCHELT u. HEIDER's (14) Lehrbuch zu sehen, und die genaueren Einzelheiten zeigt in meiner Fig. 1 die Zelle a. Diese Figur stellt eine Stelle des Ektoderms vor mit einer kleinen Partie des dransitzenden Hodens. Der Schnitt ist mit der oben erwähnten Modification der GILSON'schen Flüssigkeit fixirt und mit BÖHMER's Hämatoxylin gefärbt. Am untern Rande des Bildes finden wir die Stützlamelle ausgebildet, an die sich dann nach unten die auf diesem Bilde nicht gezeichneten Entodermzellen anschliessen. Auch nach oben zu trennt eine deutliche Membran Ektoderm und Hoden, es ist eben hier nicht die Aufbruchsstelle des letztern, an welcher die Ektodermzellen direct in denselben übergehen, wie es zum Beispiel Fig. 6 zeigt. Bei immer grösser werdender Anschwellung des Hodens mag dieser sich nach den Seiten zu überlegen, doch glaube ich, dass es auch an diesen Stellen zu einem Verschmelzen mit dem Ektoderm kommt, wofür gerade unsere Fig. 1 spricht, die im Ektoderm eine sich theilende Spermatogonie (*b*) zeigt, welche ohne Zweifel auf kürzestem Wege in den Hoden gelangen soll: gerade über ihr scheint sogar die Membran an einer kleinen Stelle verschwunden zu sein. Und wenn der Hoden auch schon ganz ausgebildet ist und in seinem obern Theile die fertigen Spermatozoen liegen, zeigt das unter ihm liegende Ektoderm doch noch Theilungsfiguren, ja auch die benachbarten Ektodermzellen (Fig. 2 und 3) theilen sich oft, so dass ich glauben muss, dass erstens alle Ektodermzellen in der Nähe des Hodens Spermatogonien werden können, zweitens aber, dass auch beim fertiggestellten Organ immer noch neue Zellelemente in dasselbe hineingezogen werden. Auf diese Weise giebt es Spermatogonien sowohl in der Hodenanschwellung selbst als auch im Ektoderm, und so ist anzunehmen, dass auch die Ektodermzelle *a* in Fig. 1 eine Spermatogonie vor der letzten Theilung darstellt.

Es scheint mir nun, dass der Nucleolus ein Merkzeichen bildet, an dem man erkennen kann, ob eine derartige Zelle sich vor oder nach der letzten Theilung, aus der dann die Spermatocyten erster Ordnung hervorgehen, befindet. Die Nucleolen der Zellen, die sich noch nicht getheilt haben, sind zwar ebenso gross wie die der Spermatocyten, aber sie unterscheiden sich von diesen dadurch, dass sie nicht homogen dunkel gefärbt sind, sondern einen hellern Fleck in der Mitte besitzen, wie das Fig. 1 *a* zeigt. Man findet nun solche Zellen nicht nur im Ektoderm ausserhalb des Hodens, sondern auch

in diesem selbst, da auch in ihm die letzte Spermatogonientheilung stattfinden kann. So sehen wir in Fig. 6, welche die Ansatzstelle des Hodens am Ektoderm zeigt, dass der Kern *s* auch einen solchen Nucleolus, wie ich ihn eben beschrieben habe, besitzt. Die Grenzen der dazu gehörigen Zelle sind aber schon verschwunden, ebenso wie bei den Kernen, die im Hoden selbst liegen. Auf diesen Punkt will ich weiter unten eingehen, hier wollte ich nur damit sagen, dass der Zellkern *s* gewissermaassen schon im Hoden liegt, und da er noch den differenzirten Nucleolus besitzt, ist anzunehmen, dass seine letzte Theilung zur Spermatocyte noch bevorsteht.

Ich will nun auf diese Theilung selbst näher eingehen, die ich in den Figg. 1—5 abgebildet habe. Die ersten Stadien der Theilung habe ich nicht untersucht, noch auch, in welcher Beziehung hier das Chromatin zum Nucleolus steht. Ein schönes Asterstadium zeigt die Zelle *b* in Fig. 1. Die Chromosomen sind äquatorial angeordnet, die deutlich und scharf hervortretende Spindel ist nach den Centrosomen zu spitz ausgezogen, auch von diesen letztern ist das rechts gelegene gut zu erkennen. Noch besser freilich tritt das Centrosom in Fig. 2 hervor, die das Stadium eines sehr regelmässigen Dyasters darstellt. Die Kernmembran, von der in Fig. 1*b* noch ein flüchtiger Rest zu sehen ist, hat sich hier und in den folgenden beiden Figuren ganz aufgelöst. Fig. 3 bietet uns nun etwas Neues. Während nämlich hier rechts die Chromosomen noch deutlich von einander abgesetzt sind, zeigen sie links eine ziemlich vorgerückte Verschmelzung. Diese Verschmelzung ist auf Fig. 4 noch weiter fortgeschritten, hier sind die Chromosomen beider Tochterkerne zu einheitlichen Klumpen geworden. In dieser Figur sind die Zellgrenzen nicht zu sehen, und das liegt daran, dass wir es hier mit einer im Hoden selbst sich theilenden Spermatogonie zu thun haben; die Figg. 2—5 stellen Schnitte dar, die nach der Heidenhain'schen Eisenhämatoxylinmethode gefärbt sind, und besonders Fig. 5 zeigt uns eins jener bekannten, scharf ausgeprägten Bilder, wie sie eben mittels dieser Methode hervorgerufen werden können. In *a* haben wir hier das Endstadium der letzten Spermatogonientheilung vor uns. Die Spindelfasern sind, besonders in der Nähe der Chromosomen, deutlich ausgeprägt, die Centrosomen sind mit wünschenswerthester Leichtigkeit aufzufinden. Auch das achromatische Kernnetz tritt wieder hervor, und die Kernmembran hat sich schon neu gebildet. Die Chromosomen-Zusammenballung ist hier schon ganz vollendet, und wenn wir nun die Nucleolen der beiden nicht bezeichneten Kerne auf dem-

selben Bilde uns ansehen, so wissen wir, dass sie nur aus Chromatin bestehen, da die Zwischenstufen von den Chromosomen zum Kernkörper eine vollständige, lückenlose Serie bildeten. Wir haben also in den Samenzellen von *Hydra viridis* ein Object, welches die Thatsache ausser Zweifel stellt, dass es Nucleolen giebt, die ausschliesslich aus zusammengeballtem Chromatin zusammengesetzt sind.

Aehnliches ist schon von andern Autoren beobachtet worden, so zum Beispiel von MONTGOMERY (18) an den Spermatogonien von *Peripatus balfouri*, hier aber hält die Chromatin-Zusammendrängung nicht so lange vor und bietet bei den schon getheilten Kernen nicht mehr das Bild eines Nucleolus. Die Chromosomen der Samenzellen aller Arten scheinen eine grosse Neigung zur Verschmelzung zu haben, so zeigen z. B. auch die Spermatocyten der Ratte nach LENHOSSÉK (15) bei ihrer ersten Theilung eine derartige Zusammendrängung. Immerhin scheint der Vorgang nicht allen Samenreifungen allgemein zu sein und sich bei keiner in einer solchen Deutlichkeit abzuspielen wie bei *Hydra viridis*. Das ist denn auch der Hauptgrund, weswegen ich nicht in ihm das Analogon zum Keimfleck der reifenden Eier erblicke, obgleich der Vorgang an und für sich mit dem im Nucleolus sich abspielenden vieles Gemeinsame hat, denn hier wie dort sammelt sich das Chromatin in einem Haufen an, um nach einiger Zeit sich wieder zu vertheilen.

Aber weil nicht alle Spermatocyten einen solchen Nucleolus besitzen, so vergleiche ich mit dem Keimfleck eine andere Bildung in der Spermatogenese, die das besitzt, was diesem Kernkörper der ersten Spermatocyten abgeht, eben eine allgemeine Verbreitung. Hinzu kommt noch, dass sich bei unserm Object direct bei der letzten Spermatogonientheilung der Nucleolus bildet, während er in der Oogenese viel später, nämlich erst in der heranwachsenden Oocyte, auftritt, auch ist er in den Samenzellen absolut structurlos, während er bei den Eiern Einzelheiten von theilweise sehr regelmässiger Beschaffenheit zeigt. Ob diese Chromatin-Zusammendrängung eine tiefere Bedeutung hat und wie man dieselbe auffassen könnte, lasse ich dahingestellt; vielleicht liegt hier, wie schon oben gesagt, weiter nichts vor als eine grosse Anziehungskraft der Chromosomen, die erst längere Zeit nach der Spermatogonientheilung nachlässt, worauf erst die Vertheilung des Chromatins im Kernnetz stattfinden kann. In welcher Weise dies geschieht, wollen wir jetzt näher betrachten.

In Fig. 6*a* haben wir eine Ektodermzelle vor uns, die auf dem Wege ist, in die Hodenanschwellung einzuwandern; ihre Zellgrenzen sind noch deutlich vorhanden, nur an der dem Hoden zugeneigten Seite sind sie nicht mehr zu erkennen. Ueberhaupt zeigt uns diese Figur, die auch nach einem Präparat gezeichnet ist, das mit Böhmer's Hämatoxylin behandelt wurde, in deutlichster Weise, wie bei den in den Hoden einwandernden Ektodermzellen die Zellgrenzen ganz allmählich verschwinden (Fig. 6*a*, *b*, *d*), bis schliesslich (*e*, *f*) keine Spur mehr von diesen zu sehen ist.

Der Nucleolus der Spermatogonie Fig. 6*a* zeigt eine vollständig homogene Beschaffenheit und ist ganz dunkel gefärbt. Seine Grenzen sind ziemlich rund, und erst in einem weitern Stadium beginnen sie Einkerbungen zu zeigen. Diesen Uebergang veranschaulicht uns Fig. 5. Hier stellen die beiden nicht bezeichneten Kerne ebenfalls Spermatocyten 1. Ordnung vor, doch ist bei dem untern Kerne der Nucleolus in seinen Umrissen schon ein wenig eckig, und in dem obern zeigt er zwei Einschnitte, die ihn fast in die Hälften spalten. Diese Spaltung geht nun in der That auch vor sich, und nach ihrem Eintreten haben wir statt des einen Nucleolus deren zwei vor uns, wie es uns die Fig. 6*e* und *d* und vielleicht noch deutlicher Fig. 8*b* zeigen. Hierbei fällt uns aber ein neuer Umstand auf, nämlich die entschiedene Verkleinerung des Kernes, und auf diese will ich nun erst näher eingehen, ehe ich den weitern Verlauf des Zerfalles des Nucleolus beschreibe.

Ich habe schon oben erwähnt, dass die Spermatogonien in verschiedenen Stadien in die Hodenanschwellung hineinwandern, denn die letzte Theilung kann sowohl im Hoden als auch im Ektoderm vor sich gehen. So zeigen uns die Figg. 1, 2 und 3 letzte Spermatogonientheilungen im Ektoderm, Fig. 4 und 5 solche im Hoden selbst, wobei zu bemerken ist, dass ich natürlich auch Asterstadien, wie Fig. 1*b*, im Hoden zahlreich gefunden habe und umgekehrt. Die Regel mag aber doch sein, dass im Hoden die letzte Spermatogonientheilung vor sich geht, so glaube ich auch, dass die Spermatogonien in der ersten, noch flachen Hodenanschwellung ihre letzte Theilung noch vor sich haben.

Was nun die Verkleinerung der Kerne betrifft, die in Fig. 6*a* und *d* deutlich zu sehen ist, so könnte man aus dieser Figur schliessen, dass sie Hand in Hand mit der Auflösung der Zellmembran vor sich geht, denn die Zelle *a* zeigt bei ziemlich gut vorhandener

Membran einen grossen Kern, während *b* ohne Membran ist und einen beträchtlich kleinern Kern besitzt, dessen Nucleolus aber noch in demselben Stadium ist wie der von *a*. Der Verlauf ist aber doch ein anderer, und die Grösse der Kerne hängt nur davon ab, in welchem Stadium sie sich befinden. Bei der letzten Spermatogonientheilung erhalten die Tochterkerne nämlich noch ihre vorherige Grösse, wie es in Fig. 5*a* ersichtlich ist, und in dieser Grösse bleiben sie noch kurze Zeit, so z. B. die beiden nicht bezeichneten Kerne auf derselben Figur. Bald aber scheint eine Osmose einzutreten, die den Kern bedeutend verkleinert und ihm wohl auch seinen Saft theilweise entführt, denn er verdunkelt sich zugleich zusehends wegen der verstärkten Zusammendrängung des achromatischen Gerüsts, man vergleiche dazu in Fig. 6 die beiden Kerne *a* und *b* und in Fig. 8 ebenfalls *a* und *b*. Diese Schrumpfung trifft den Kern gewöhnlich, wenn der Nucleolus sich noch nicht gespalten hat, wie es in Fig. 6 zum Beispiel der Kern *b* zeigt, in andern Fällen tritt sie nicht so plötzlich ein, sondern geht allmählicher vor sich, so zeigen die beiden nicht bezeichneten Kerne in Fig. 5 noch keine Spur von Verkleinerung, obwohl ihr Nucleolus schon die Anfänge der Theilung aufweist, ja der Kern *b* ist trotz der schon weiter vorgeschrittenen Auftheilung des Kernkörpers immer noch nicht so klein und dunkel geworden, wie in Fig. 6 der Kern *b*.

Wir wenden uns nun wieder den weitern Veränderungen des Nucleolus zu, den wir im zweigetheilten Stadium verlassen haben. Gewöhnlich ist diese Zweitheilung regelmässig, indem zwei ziemlich gleiche Stücke gebildet werden, doch zeigt Fig. 6*f*, dass auch von dem Nucleolus ein kleines Stück abgesprengt werden kann. Eine solche ungleiche Theilung findet im weitern Verlaufe nun regelmässig statt. Fig. 5*b*, *c*, *d* zeigt eine fortgesetzte Zerkleinerung des Kernkörpers, ebenso ist auf Fig. 8 der Nucleolus des Kernes *c* schon sehr zerfallen. Wie gesagt, werden abgesehen von der Zweitheilung oft so kleine Stücke vom Nucleolus abgesprengt, dass es bei oberflächlicher Betrachtung aussieht, als ob der Nucleolus langsam, wie ein Tropfen, zusammenschrumpfe, was ja aber schon dadurch unmöglich ist, dass der Nucleolus ja, wie wir gesehen haben, aus reinem Chromatin bestand und dieses ja im Kern in seiner Structur erhalten bleiben muss. In der That kann man auch, wie wir später sehen werden, selbst in einem viel weitern Stadium immer noch die Stücke des Kernkörpers nachweisen.

Während im Anfang des Zerfalles des Nucleolus der ganze Kern beträchtlich kleiner wurde, beginnt dieser nun wieder heranzuwachsen. Das geschieht durch Empfang einer hellen Flüssigkeit, die wohl wieder durch Osmose vom Kern aufgenommen wird, wodurch auch das Kerngerüst wieder lockerer wird und das Ganze ein helleres Aussehen gewinnt. In Fig. 6 haben wir eine Reihe von Uebergangsstadien vor uns. Während der Kern *e* den dunkelsten und kleinsten Zustand einer solchen Spermatocyte zeigt, bemerken wir in *f* schon eine bedeutende Aufhellung, ebenso in den beiden mit *e* bezeichneten Stadien. Mit den Kernen *g* und *h* haben wir das Ende dieses Vorgangs erreicht, diese beiden Kerne fallen sofort durch Helligkeit und Grösse auf. In ihnen ist aber auch der Zerfall des Nucleolus beinahe vollendet, in *g* sehen wir ausser vielen kleinen noch ein grösseres Stück, ein solches ist zwar auch in *h* vorhanden, aber schon bedeutend verkleinert, in diesem Kern bemerken wir scharf gefärbt auch das Liningerüst, scheinbar als einen zusammenhängenden Faden, auf dem von Zeit zu Zeit Chromatinbrocken aufgereiht sind. Ob das Linin, und mit ihm das Chromatin, aber wirklich nur einen Faden bildet, habe ich nicht nachweisen können. Die Grösse dieser Kerne ist nun wieder der gleich, die sie zuerst gleich nach der letzten Spermatogonientheilung inne hatten.

Damit haben wir das Stadium der Synapsis erreicht, das für diese Arbeit das wichtigste ist. Die bisherige Entwicklung wurde deshalb so ausführlich behandelt, weil sie zum Verständniss der nun folgenden Vorgänge beiträgt. Von dem Wachsthum der Kerne spricht auch Downing (5), doch erwähnt er nichts von ihrer Verkleinerung. Wir wollen nun das weitere Schicksal der Spermatocyten verfolgen.

Fig. 7 *a* zeigt uns das nächste Stadium von Fig. 6 *h*. Die letzten Brocken des Nucleolus sind zerfallen, wir finden im Kern einen (oder mehrere) Faden, auf dem das Chromatin aufgereiht ist. Ausserdem sehen wir in der Mitte des Kernes eine Partie etwas dunkler gefärbten Kernsaftes, der sich also wieder ohne Zweifel von der hereingedrungenen Flüssigkeit sondert. Es muss also wohl der Kern in einer lebhaften physiologischen Thätigkeit sich befinden, dass eine solche Trennung zweier vorher in einander aufgegangenen Flüssigkeiten stattfindet, das ist an den folgenden Stadien noch deutlicher zu sehen. Das Innere des Kernes beginnt sich immer mehr zusammenzuziehen, sowohl Chromatin und Linin als auch der Kernsaft, und

da die Kernmembran in ihrer Ausdehnung beharrt, entsteht ein Bild, welches an die Plasmolysen-Erscheinungen bei Pflanzenzellen erinnert und welches ich in Fig. 7*b* abgebildet habe. Da wohl nicht anzunehmen ist, dass zwischen dem Kerninnern und der Membran ein leerer Raum entsteht, wodurch ja letztere schlaff werden würde, muss man sich den Vorgang etwa folgendermaassen verlaufend vorstellen. Es entsteht in dem Spermatocytenkern von der Beschaffenheit von Fig. 7*a* ein chemischer Process, der darin wurzelt, dass sich der ursprüngliche Kernsaft von der beim Wachsthum des Kernes hereingedrungenen Flüssigkeit scheidet. Ersterer zieht sich nun in der Mitte zusammen und überlässt der Flüssigkeit den an die Membran angrenzenden Raum. Dadurch wird nun auch das Kerngerüst mitsammt dem Chromatin zusammengezogen und schliesslich in einen Klumpen geballt, der beinahe homogen aussieht. Eine zweite Möglichkeit würde die Annahme bieten, dass jene sich concentrirende, dunklere Flüssigkeit ein Abscheidungsproduct bei dem Vorgange wäre, wir werden aber weiter unten sehen, warum ich dieser Deutung weniger Wahrscheinlichkeit zumesse.

In Fig. 7*c* haben wir eine noch weiter vorgeschrittene Zusammenballung vor uns, aber auch hier haben sich Kernsaft und Kerngerüst gleichmässig von der Kernwand zurückgezogen. Das wird nun anders. Jetzt scheint die Concentrirung des Kernsaftes schneller vor sich zu gehen als die Zusammenballung des Gerüstes, und so sehen wir in Fig. 9*a* einen Spermatocytenkern vor uns, in dem das Chromatin etwas zurückgeblieben ist. In Fig. 9*b* ist der ganze Vorgang beendet, die Kernmembran hat ihre Ausdehnung behalten und ist noch unversehrt vorhanden, an sie schliesst sich ein grosser, von der ungefärbten Flüssigkeit erfüllter Raum an, und in der Mitte von diesem liegt ein dunkler Haufen, in dem vom Kernsaft auch nicht mehr viel zu sehen ist, während der Kernfaden mit seinen Chromatinbrocken so zusammengedrückt ist, dass eigentlich nur diese letztern zu erkennen sind. Bei gewöhnlichen Präparaten, die nach HEIDENHAIN gefärbt sind, hat man nur einen schwarzen Fleck in heller Umgebung vor sich, ist aber die Färbung eine ganz schwache, wie sie Fig. 8 zeigt, so sieht man in dem Klumpen (*d*) einige dunkle Punkte. Diese stellen ohne Zweifel die letzten Reste des Nucleolus vor, wie aus dem Vergleich mit den auf derselben Figur befindlichen Kernen *a*, *b* und *c* ohne Weiteres hervorgeht. Da aber, wie wir gesehen haben, der Nucleolus nur aus Chromatin

bestand, so ist dieses entweder in dem betreffenden Stadium stärker färbbar, oder es wird auch im Stadium von Fig. 9*b* nicht so stark zusammengepresst, wie es das im Nucleolus und auch seinen Theilstücken war. Dies halte ich für das Wahrscheinlichere, und so habe ich denn auch schwach gefärbte Stadien von Fig. 8*d* in meinen Präparaten, in denen keine schwarzen Fleckchen mehr zu sehen sind, in denen also der Nucleolus in seine feinsten Bestandtheile zerfallen ist oder, mit andern Worten, die Chromosomen sich so ausgedehnt haben, wie sie das auch in vielen ruhenden Kernen thun, dabei kann die ganze Masse gut zusammengedrückt worden sein. Wichtiger aber als dies ist ohne Zweifel die Thatsache, dass wir bei unserm Object alle Uebergänge von der Spermatocyte mit gleichmässig vertheiltem Kerngerüst und der in dem Synapsisstadium befindlichen haben, denn mit diesem haben wir es in Fig. 9*b* zu thun. Diese Uebergänge habe ich in meinen Präparaten in grosser Anzahl, und so kann, wenigstens bei *Hydra viridis*, kein Zweifel obwalten, dass dieses Stadium nicht einen vorgerückteren Dyaster vorstellt, ebenso wenig aber stellt hier die Synapsis eine unterdrückte, mitotische Theilung vor, wie wir gleich sehen werden.

Wir wenden uns wieder der Fig. 9 zu. Wir hatten dort das Stadium der Synapsis erreicht, wie es im Kern *b* veranschaulicht ist. Der gleichmässig körnige Haufen in der Mitte der betreffenden Spermatocyte beginnt sich nun zu verändern. Wieder beginnt eine Concentrirung, und es bilden sich aus den kleinen Körnern grössere, die auch zugleich dunkler gefärbt sind. In der Spermatocyte *c* sehen wir diesen Vorgang schon ziemlich vollendet, es haben sich hier dunkle Kugeln gebildet, und dadurch ist auch wieder der gefärbte Kernsaft sichtbar, denn die zusammengepressten Kugeln bieten natürlich ein differenzirteres Bild als die gleichmässig vertheilten Körnchen. Die Kugeln sind nun die Chromosomen, und somit steht die Thatsache fest, dass bei unserm Object im Synapsisstadium diese gebildet werden. Ich will mich nicht auf die verschiedenen Auffassungen einlassen, auf welche Weise dies geschehen mag, am meisten sprechen meine Bilder für die Ansichten von Boveri und Weismann (27), indem die vorher längern und unregelmässigern Chromosomen hier zu einer Kugel zusammengedrückt werden.

Nachdem nun in dieser Weise die Chromosomen als dunkle, scharf conturirte Kugeln entstanden sind, beginnen sie jetzt sich in anderer Weise zu vertheilen, sie weichen etwas aus einander und

lassen ziemlich in der Mitte den Kernsaft deutlicher sichtbar werden. Dieses Stadium veranschaulicht Fig. 9*d* und Fig. 12*c*. Zugleich fängt die Kernmembran an sich aufzulösen, wie es in Fig. 12*c* zu sehen ist. Der Kernsaft bricht nun an einer Stelle durch und tritt aus dem Chromosomenhaufen hervor, und an seinem spitzen Ende erscheint ein Centrosom, welches sich bald spaltet und zur Hälfte nach der andern Seite des Chromosomenhaufens hinwandert. Ich habe zwar dieses erste Entstehen des Centrosoms und seine Theilung nicht mit Sicherheit nachweisen können wegen der Kleinheit der Verhältnisse, doch liegt kein Grund vor, an einer derartigen Entwicklung zu zweifeln. Das schon getheilte Centrosom zeigt uns Fig. 10 mit wünschenswerthester Deutlichkeit, und man sieht, wie es den Kernsaft, in dem sich schon Spuren von Spindelfasern bilden, nach sich zieht. Diese Figur beseitigt ausserdem den letzten Zweifel daran, dass das Synapsisstadium ein Stadium der Spermatocyte vor der ersten Theilung ist.

Sind die Centrosomen an den beiden entgegengesetzten Polen des Kernes, der immer noch Spuren seiner Membran und der hellen Flüssigkeit zeigt, angelangt, so ist die Spindel in deutlichster Weise ausgebildet. Sie ist, wie uns Fig. 11*a* zeigt, tonnenförmig im Gegensatz zu den spitz zulaufenden Spindeln der Spermatogonien. Ausserhalb der Spindel befindet sich die helle Flüssigkeit, sie selbst aber schliesst den Kernsaft scharf von dieser ab, auch dieser scheint zarte Streifung zu besitzen. Die Chromosomen, welche sich in zwei Reihen angeordnet haben, liegen auf scharf gefärbten Fäden, die bis zu den Centrosomen verlaufen. Die Fäden bestehen wohl aus Linin und zeigen sich ja auch in ähnlicher Weise im Seeigelei, wie ich es in meiner oben erwähnten Arbeit (9) fig. 19 gezeichnet habe. Allmählich verschwinden nun die Umrisse des Kernes, und die Spindel ist im Hodenplasma eingebettet, die Uebergänge zeigen Fig. 11*a* und *b* und Fig. 12*a*. In Fig. 11*b* sehen wir die Wanderung der Chromosomen nach den Polen, und es ist ersichtlich, dass nicht, wie gewöhnlich, alle zusammen diesen zueilen, sondern dass dies einzeln geschieht. In unserer Figur beginnt eins nach unten auf einem Lininfaden zu wandern, in Fig. 12*a* sind die meisten schon am Ziele angelangt, doch sehen wir noch einige Nachzügler, die noch in der Mitte der Spindel liegen und sich erst auf den Weg machen. In Fig. 12*b* haben wir das Ende der ersten Spermatocytentheilung erreicht, die Chromosomen haben sich an beiden Polen angesammelt, die Spindelfasern und ein Centrosom sind noch zu sehen, und schon

beginnen sich die Tochterkernmembranen zu bilden. Ist dieser Vorgang vollendet, so haben wir Spermatocyten zweiter Ordnung vor uns.

An dieser Stelle will ich den beschreibenden Theil dieser Arbeit abschliessen. Ich hätte zwar noch manches Neue über die zweite Theilung und die Bildung der Spermatiden zu sagen, aber einerseits gehören diese Thatsachen nicht zu der Frage, mit der sich diese Abhandlung beschäftigen soll, andrerseits will ich über den weitern Verlauf der Spermatogenese von *Hydra viridis* in anderm Zusammenhange berichten, auch fehlen mir noch einige Einzelheiten, da die Verhältnisse von nun an so winzig werden, dass es einer grossen Menge Vergleichsmaterials bedarf. So habe ich mir denn auch noch ein Uebersichtsbild über den ganzen Hoden aufgespart, hier möchte ich nur noch erwähnen, dass die verschiedenen Zonen im *Hydra*-Hoden nicht so abgegrenzt sind wie bei andern Objecten. Wohl findet man an der Grenze des Hodens und Ektoderms am zahlreisten die Spermatocyten mit noch ganzem oder schon getheiltem Nucleolus vor, dann folgen die Bilder der Synapsiszone, am Aussenrande dieser findet man dann meistens die ersten Reifungstheilungen, die aber gewöhnlich nur an der Aussenwand des Hodens liegen. Oft aber findet man auch mitten unter den nucleolushaltigen Spermatocyten eine erste Reifungstheilung oder mitten in der Synapsiszone eine Spermatogonientheilung. Es hat das wohl seinen Grund darin, dass, wie wir gesehen haben, auch nach ziemlicher Vollendung des Hodens immer noch neue Ektodermzellen als Spermatogonien einwandern. Die Synapsiszone ist jedenfalls die grösste im ganzen Hoden, sie fällt bei Betrachtung mit schwächern Vergrösserungen auch zuerst ins Auge. Die nachfolgenden Stadien der Reifung nehmen einen verhältnissmässig geringen Raum ein, doch liegt das wohl auch daran, dass die Kerne nun bedeutend kleiner geworden und auch die zweiten Reifungsspindeln sehr winzig sind. Schon der Umfang der Synapsiszone deutet auf ihre Wichtigkeit hin, und so wollen wir uns denn der Frage zuwenden, was für eine Rolle diese Zone im reifenden Hoden spielt.

Sowohl in der Spermatogenese als auch in der Oogenese haben sich die Arbeiten in letzter Zeit sehr gemehrt, welche in der Reifung eine Synapsiszone beschreiben. In der Spermatogenese scheint diese Zone immer aufzutreten, während das in der Oogenese nicht der Fall ist. Ueberall aber, wo man es mit ihr zu thun hat, nimmt sie einen grössern Theil des Hodens und Ovariums ein und ist auch so ausgeprägt, dass man heut zu Tage wohl kaum noch die Vermuthung von BOLLES LEE (2) aufrecht erhalten kann, die in den Figuren des Synapsisstadiums pathologische Bilder erblickte. Ueber die wirkliche Bedeutung der Zone ist viel discutirt worden, immer gehen die Ansichten der Autoren noch weit aus einander, von diesen sind am meisten durchgearbeitet und ausgeführt die von MONTGOMERY (17), (18), (19), seine Arbeiten geben zugleich eine treffliche Uebersicht über die gesammten Beobachtungen. Von ähnlicher Ausführlichkeit ist auch die Abhandlung von HANS VON WINIWARTER (29), und in neuster Zeit hat GIARDINA (7) noch eine Sichtung in der Frage gegeben, indem er darauf aufmerksam macht, dass nicht alle synapsisähnlichen Bilder Vorgänge der gleichen Art darstellen.

In der That giebt es sogar in vielen Körperzellen Bilder, die in einem Zellkern das zusammengezogene Kernplasma in heller, wohl mit einer Flüssigkeit erfüllten Vacuole zeigen. Ich selbst habe in meiner Arbeit über die Sinnes- und Drüsenschuppen der Schmetterlinge (8) derartige Zellen gefunden, so zeigten zum Beispiel die jungen Drüsenzellen, die zu den Schuppen im Puppenflügel hinführten, derartige Erscheinungen. Von diesen nahm ich damals an, dass sie das Zeichen einer lebhaften physiologischen Function der betreffenden Zellen wären, und das wird wohl auch der Fall sein, haben wir doch gesehen, dass auch in unserm Synapsisstadium der Kern entschieden eine starke Thätigkeit bezeugte. Damit aber soll durchaus nicht etwa eine Parallele zu den beiden Vorgängen gezogen werden, etwa als ob die Erscheinungen der Schuppenzellen denen der Spermatocyten analog wären. Im Gegentheil, gerade solche ähnlich aussehenden Bilder müssen uns warnen, sie unter einen Hut bringen zu wollen, denn mit unsern groben Mitteln können wir oft nur ganz äusserliche Functionserscheinungen unterscheiden, ohne den feinern Verlauf und dessen Ende oder, mit andern Worten, den Zweck der beiden Erscheinungen wahrzunehmen, der in unserm Fall sicher ein weit verschiedener ist. Giebt es ja doch auch Nucleolen in Körperzellen und in Keimzellen, und diese sind zwar in ihrem

Aussehen ähnlich, aber in der Bedeutung sehr von einander verschieden.

Welches ist nun das Factum unserer Untersuchungen, das als Grundlage einer Theorie dienen könnte? Ich meine Folgendes: In einem gewissen Stadium der Spermatocyten ist das Chromatin so fein vertheilt, dass man es kaum unterscheiden kann. Es zieht sich nun das gesammte Kernplasma von der Membran zurück, den Raum einer hellen Flüssigkeit hinterlassend. So entsteht in der Mitte von dieser ein gleichmässiger Haufen, der scheinbar aus feinsten Körnern besteht. Allmählich entsteht eine Differenzirung. Aus den feinen Körnern entstehen gröbere, dunklere, die Chromosomen, vielleicht durch Verschmelzung jener, vielleicht auf andere Weise. Durch diesen Vorgang wird wieder dunkler gefärbter Kernsaft sichtbar, der aus dem Chromosomenhaufen heraustritt, die Centrosomen zeigt und eine Spindel bildet, in der sich jene anordnen. Es ist also bei unserm Object klar, dass sich in der Synapsiszone die Chromosomen bilden. Nur möchte ich unter „bilden" nicht etwa „neubilden" verstanden haben, ein Wort, welches gegen die Individualität der Chromosomen sprechen könnte. Ohne mich auf die verschiedenen darüber aufgestellten Theorien einzulassen, will ich nur sagen, dass man sich auch hier gut vorstellen könnte, dass die vorher lang ausgezogenen, vielleicht auch mit Fortsätzen versehenen Chromosomen in diesem Stadium zusammengedrückt werden und dadurch ein compacteres Aussehen gewinnen.

Ich habe schon oben angedeutet, in welcher Weise ich mir denke, dass das Zusammenziehen des Kernplasmas in dem Synapsisstadium vor sich geht. Die genauern chemischen und physikalischen Ursachen kann ich natürlich nicht angeben, und so will ich mich auch nicht näher mit diesem Punkte beschäftigen, ich will nur sagen, dass für unsern Fall Schönfeld's (25) Erklärung nicht ausreicht, der im Archoplasma das Agens der Contraction, welches in seinen Präparaten (auch in manchen andern) an der Aussenseite der Kernmembran liegt, und gerade an dieser Stelle ist auch der Knäuel gelegen. Bei *Hydra* aber liegt das Archoplasma nicht ausserhalb, sondern innerhalb der Kernmembran, was allerdings ein eigenthümlicher Fall ist. Ich habe eben beschrieben, was ich gesehen habe und will hier mich über diesen Punkt nicht näher auslassen.

Wie bei SCHÖNFELD's (25) Object, so ist auch bei den meisten andern der Synapsisknäuel einseitig gelagert, ja man hat am Anfang sogar auf diese einseitige Lagerung den Hauptnachdruck gelegt. Dass wir es aber bei unserm Object dennoch mit demselben Vorgang zu thun haben wie dem von MOORE (20) und den vielen andern beschriebenen, unterliegt gewiss keinem Zweifel. Denn ebenso, wie man heute nicht mehr an eine pathologische Bildung in der Synapsis glauben kann, kann man auch wohl die Ansichten HÄCKER's (11) und WOLTERECK's (30) für widerlegt halten. Ansichten, welche in dem Knäuel eine Theilungsphase oder eine unterdrückte mitotische Theilung erblicken, und gerade die Arbeit WOLTERECK's (30), der die letztere Deutung aufgestellt hat, hat, wie wir weiter unten sehen werden, für uns den grossen Werth, dass die Thatsache, die WOLTERECK als Ausschlag gebend für seine Meinung anführt, gerade unserer Ansicht den besten Vorschub leistet.

So ist denn in der letzten Zeit die Ansicht über die Bedeutung der Synapsis doch einheitlicher geworden. Die meisten Autoren glauben, dass in diesem dichten Knäuel die Chromosomen ausgebildet werden, und schon AUERBACH (1), VOM RATH (26) und CALKINS (4) waren dieser Meinung. Die Ansicht MOORE's (20), welche ja der Synapsis den Namen gegeben hat, dass in diesem Stadium die zur Reduction führende Chromosomen-Verschmelzung stattfindet, hat sich in neuerer Zeit auch wieder viel Geltung verschafft, so stimmen ihr z. B. JANSSENS (13), EISEN (6) und MONTGOMERY (17, 18, 19) zu. Dieser letztere hat seine Meinung sehr genau durchgeführt (19), er spricht von einer Conjugation der Chromosomen, indem er annimmt, dass je ein väterliches und mütterliches Chromosom in der Synapsis zu einem bivalenten verschmelze. Alle diese Hypothesen konnte ich aber an meinem Object wegen der Kleinheit der Verhältnisse nicht prüfen, so lasse ich sie denn dahingestellt und will nun, wie es der Zweck dieser Arbeit war, die gröbern Veränderungen mit denen des Keimfleckes vergleichen.

Wenn wir uns noch einmal das am Anfang dieser Arbeit gegebene Referat über die Vorgänge im reifenden Echinodermenei vergegenwärtigen, so überrascht uns allerdings die Uebereinstimmung mit den Synapsiserscheinungen. Das Wesentliche liegt darin, dass hier wie dort das Chromatin auf einen engen Fleck zusammengezogen wird. Ja, die Analogie geht noch weiter. Aus dem Keimfleck kann das Chromatin auf zweierlei Weise austreten, entweder direct als fertiggestellte Chromosomen, die sich sofort zur ersten Richtungs-

theilung anschicken, oder es verlässt den Nucleolus in ähnlicher Weise, wie es in ihn hineingetreten ist, indem es sich wieder im Kerngerüst anordnet und erst nach einer Zeit der Ruhe sich zu Chromosomen umformt. Beide Arten giebt es auch in der Synapsiszone. Der erstere Vorgang spielte sich bei unserm Object ab, hier gingen aus der Synapsis fertige Chromosomen hervor, und dies scheint bei der Samenbildung die Regel zu sein. In den reifenden Eiern aber, welche eine solche Zone durchlaufen, scheint das Zweite vorzuherrschen, und so wird es von Winiwarter (29), Wolterreck (30) und Giardina (7) beschrieben, also bei Säugethieren, Ostracoden und Insecten. Hier findet also genau derselbe Vorgang statt wie bei den Oocyten von *Holothuria tubulosa*, und es bleibt die Hauptfrage, ob das Chromatin durch seinen Aufenthalt im Nucleolus oder in der Synapsis eine Veränderung durchgemacht hat, ob es sich also gewissermaassen schon in die Chromosomen abgetheilt hat [dies beschreibt Wolterreck (30)], die nun wohl fertig zur Theilung sind, aber nur noch eine kurze Zeit der Ruhe bedürfen, oder ob es genau so die Zusammenballung verlässt, wie es dieselbe eingegangen ist. Winiwarter (29), der genaue Einzelheiten verfolgen konnte, hat eine der erstern ähnliche Ansicht. Ich will aber auf diese, ebenso wenig wie auf die Einzelheiten selbst, näher eingehen, da unser Object eben nicht zu dieser Art der Chromosomenausbildung gehört. Zweitens aber handelt es sich, wie gesagt, in diesen Fällen um Oocyten, und diese will ich erst einer genauern Durchsicht unterziehen. Denn wenn man meinen Vergleich annimmt, so muss man bei Eiern, welche einen Chromatin aufnehmenden und entlassenden Nucleolus besitzen, ein Synapsisstadium ausschliessen und ebenso umgekehrt, denn es wäre schwer anzunehmen, dass derselbe Vorgang 2 mal stattfindet. Es handelt sich also darum, festzustellen, welche Eier einen solchen Keimfleck besitzen und welche eine Synapsis durchmachen, und das wird dadurch noch complicirter, dass Giardina (7) mit Recht auf zweierlei Chromatincontrahirungen aufmerksam macht, die beide in der Oogenese stattfinden können. Die eine nennt er Differenzirungssynapsis, diese tritt vor der Theilung in Ei- und Nährzellen ein, die zweite ist die Wachsthumssynapsis, und diese allein kann mit dem Keimfleck analogisirt werden. Nach Giardina (7) würden auch Wolterreck's (30) Bilder gewissermaassen eine falsche Synapsis zeigen, also eine Differenzirung, denn auch bei diesem leitet das betreffende Stadium die Theilung in Ei- und Nährzellen ein. Man sieht also, es giebt

in dem Synapsisstadium der Oocyten noch manches zu sichten und zu entfernen, und so will ich denn auch selbst zu der Untersuchung derartiger Eier schreiten und hoffe dann erst einen gewissen Abschluss in meiner Theorie erreicht zu haben, denn auch meine Ansicht über die Nucleolen werde ich etwas zu modificiren haben.[1])

Noch eine Frage bleibt uns übrig. Wir sahen, dass während des Chromatinaufenthalts im Keimfleck ein Product gebildet wurde, welches nach dem Auswandern des Chromatins in verschiedener Form zurückblieb und den sogenannten Metanucleolus bildete. Ich stellte bei Betrachtung dieses Körpers über seine Beschaffenheit zwei Hauptmöglichkeiten auf: entweder sollte er aus überschüssigem Chromatin bestehen, oder er sollte ein Abspaltungsproduct desselben sein. Wie verhält es sich nun mit diesem Körper in der Synapsis? Bei unserm Object wird entschieden nichts derartiges gebildet, was auch bei manchen Nucleolen der Fall sein kann, die nach der Auswanderung des Chromatins nicht mehr vorhanden sind, weil sie eben nur aus diesem bestanden. In vielen Synapsisstadien werden aber Nucleolen gebildet, die gewiss obigen Körpern analog sind, solches beschreiben HÄCKER (11), CALKINS (4), LENHOSSÉK (15), AUERBACH (1) und noch viele Andere. Gerade des Letztern Beobachtungen sind in dieser Hinsicht interessant, indem AUERBACH (1) eine zweimalige Bildung von Nucleolen erwähnt, von welchen die erstern ohne Zweifel absorbirt werden.

So ist es denn klar, dass noch viele Fragen in unserm Thema zu lösen sind, vor Allem sehen wir auch noch nicht ein, warum bei einigen reifenden Keimzellen die Zusammendrängung des Chromatins in einem Keimfleck, bei andern eben in der Synapsis geschieht. Ich

1) Anmerkung. Auch bedarf es noch einer nähern Untersuchung, ob die vielen Nucleolen, die sich bei verschiedenen reifenden Eiern finden, auch die Function der Chromatin-Zusammendrängung, die also dann getrennt und an mehreren Stellen vor sich gehen würde, übernehmen können; dies glaubte ich in meiner erwähnten Arbeit (9) für die Amphibieneier und andere annehmen zu müssen. Jetzt aber bin ich doch mehr der Ansicht, dass sich alles Chromatin an einer Stelle vereinigen muss, und so möchte ich denn glauben, dass bei allen Eiern, die viele Nucleolen aufweisen, diesen eine andere Bedeutung als die hier ausgeführte zukommt und dass alle diese Eier ein Synapsisstadium besitzen. Haben wir erst die Bedeutung der Chromatincontraction sicher festgelegt, so werden wir auch wissen, ob eine solche Modification überhaupt denselben Zweck erfüllen kann.

glaube zwar vermuthen zu dürfen, dass dieser Unterschied durch die verschiedene Beschaffenheit des Kernnetzes bedingt ist, das im erstern Fall starr und spröde ist, weswegen es sich nicht von der Kernmembran zurückziehen kann, wie dies im zweiten Fall geschieht, wo das Netz wohl weich und elastisch geformt, vielleicht auch nicht so dicht ausgebildet ist. Um diese Frage definitiv zu lösen, müssen aber zunächst alle kleinen Vorgänge in den reifenden Keimzellen bekannt sein, und da bedarf es noch vieler Untersuchungen. Es ist aber in diesem Gebiet gerade in letzter Zeit so viel und mit so gutem Erfolge geforscht worden, dass wir wohl erwarten dürfen, dass wir mit der Zeit die Reifungserscheinungen in ihrer ganzen Ursachenkette kennen und damit auch die Bedeutung des Gesammtvorgangs verstehen werden.

Literaturverzeichniss.

1. AUERBACH, Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara, in: Jena. Z. Naturw., V. 30, 1896.
2. BOLLES LEE, Les cinèses spermatogénètiques chez l'Helix pomatia, in: Cellule, V. 13, 1897.
3. BRAUER, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megalocephala, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 42, 1893.
4. CALKINS, The Spermatogenesis of Lumbricus, in: J. Morphol., V. 11, 1895.
5. DOWNING, The Spermatogenesis of Hydra, in: Science, V. 12, 1900.
6. EISEN, The Spermatogenesis of Batrachoseps, in: J. Morphol., V. 17, 1901.
7. GIARDINA, Sui primi stadii dell' oogenesi, e principalmente sulle fasi di sinapsi, in: Anat. Anz., V. 21, 1902.
8. GUENTHER, Ueber Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat., 1901.
9. —, Ueber den Nucleolus im reifenden Echinodermenei und seine Bedeutung, ibid., V. 19, Anat., 1902.
10. —, Die Samenreifung bei Hydra viridis, in: Zool. Anz., V. 26, 1903.
11. HÄCKER, Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena 1899. (Siehe daselbst HÄCKER's andere Schriften.)
12. HENKING, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. 2, in: Z. wiss. Zool., V. 51, 1892.
13. JANSSENS, La spermatogénèse chez les Tritons, in: Cellule, V. 19, 1901—1902.
14. KORSCHELT und HEIDER, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Allgemeiner Theil, Jena 1901.

15. Lenhossék, Untersuchungen über Spermatogenese, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 51, 1898.

16. Meves, Ueber die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, ibid., V. 48, 1897.

17. Montgomery, The spermatogenesis of Pentatoma up to the formation of the spermatid, in: Zool. Jahrb., V. 12, Anat., 1898.

18. —, The spermatogenesis of Peripatus balfouri, ibid., V. 14, 1901.

19. —, A study of the chromosomes in the germ cells of Metazoa, in: Trans. Amer. philos. Soc., V. 22, 1901.

20. Moore, On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 38, 1895.

21. Paumier, The spermatogenesis of Anasa tristis, in: J. Morphol., V. 15, 1899.

22. Petrunkewitsch, Die Richtungskörper und ihr Schicksal im befruchteten und unbefruchteten Bienenei, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat., 1901.

23. Platner, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 33, 1889.

24. Prenant, Observations cytologiques sur les élements séminaux des Gastéropodes pulmonés, in: Cellule, V. 4, 1888.

25. Schoenfeld, La spermatogénèse chez le taureau et chez les Mammifères en général, in: Arch. Biol., V. 18, 1902.

26. Vom Rath, Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris Latr., in: Arch. mikrosk. Anat., V. 40, 1892.

27. Weismann, Vorträge über Descendenztheorie, Jena 1902.

28. Wilcox, Spermatogenesis of Caloptenus femurrubrum and Cicada tibicen, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, V. 27, 1895.

29. Winiwarter, Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères, in: Arch. Biol., V. 17, 1901.

30. Woltereck, Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies, in: Z. wiss. Zool., V. 64, 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 11.

Fig. 1. Spermatogonienaster (*b*) im Ektoderm von *Hydra viridis*, daneben eine Spermatogonienzelle (*a*) vor der Theilung, oben die Hodenanschwellung.

Fig. 2. Spermatogoniendyaster im Ektoderm.

Fig. 3. Spermatogoniendyaster mit Verschmelzung der Chromosomen auf einer Seite.

Fig. 4. Spermatogoniendyaster im Hoden mit beiderseitiger Chromosomenverschmelzung.

Fig. 5. Letzte Spermatogonientheilung (*a*). Spermatocyten und Auftheilung des Nucleolus in denselben (*b*, *c*, *d*).

Fig. 6. Verschiedene Stadien der Auftheilung des Nucleolus in den Spermatocyten.

Fig. 7. Bildung des Synapsisstadiums, allmähliche Zurückziehung des Kernplasmas von der Zellwand (*b*, *c*).

Fig. 8. Schwachgefärbte Spermatocyten, die letzten Reste des Nucleolus zeigend.

Fig. 9. Synapsisstadien. Entwicklung des Chromosomen (*c*), Herauswanderung des Kernsaftes (*d*).

Fig. 10. Beginn der Theilung, Sichtbarwerden von 2 Centrosomen.

Fig. 11. Erste Spermatocytentheilung, Einzelwanderung der Chromosomen zu den Polen (*b*).

Fig. 12. Fortschreiten der Theilung (*a*) und Ende derselben (*b*).

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Bastardirung und Geschlechtszellenbildung.

Von

Valentin Häcker,

Technische Hochschule, Stuttgart.

Hierzu Taf. 12 und 13 Abbildungen im Text.

Die vorliegende Schrift knüpft an meine im Jahre 1902 erschienene Arbeit: „Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernantheile" an und will die zwei Hauptergebnisse derselben, die Feststellung der Autonomie der Kernhälften vom befruchteten Ei bis zu den Fortpflanzungszellen sowie die Ermittlung des Verhaltens der grosselterlichen Kernantheile bei den Reifungstheilungen von *Cyclops*, in Beziehung bringen zu den Ergebnissen der experimentellen Bastardforschung.

Bei diesen Versuchen bin ich, wie gleich hier erwähnt werden soll, zur nähern Begründung einer Hypothese geführt worden, durch welche die Lehre von der Individualität der Chromosomen eine Umgestaltung erfahren und einigen Bedenken, welche gegen dieselbe in ihrer bisherigen Form geäussert wurden, Rechnung getragen werden soll.

Während der 11 Jahre, in welchen ich im Freiburger Institute unter Weismann gearbeitet habe, bin ich unter dem unmittelbaren Einfluss einer Richtung gestanden, deren Ziele Weismann in den Worten zusammengefasst hat: „So wenig Theorien werth sind ohne thatsächlichen Boden, so wenig haben Beobachtungen Werth, welche zusammenhangslos an einander gereiht werden." Ein Versuch in der

hier vorgezeichneten Richtung soll auch dieser Beitrag zur Festschrift sein, und, wenn es in demselben gelingen sollte, gerade auf den Gebieten, welche die eigentliche Domäne WEISMANN's bilden, diesen oder jenen brauchbaren Gedanken auszusprechen, so soll damit ein kleiner Theil des Dankes abgetragen werden, welchen ich meinem hochverehrten Lehrer schulde.

Ich habe zuerst ein Versehen gut zu machen, welches mir in meiner letzten Arbeit begegnet ist. In einem liebenswürdigen Schreiben hat Herr Professor EDUARD VAN BENEDEN mich daran erinnert, dass er in seiner *Ascaris*-Monographie (1883) und später in seiner, gemeinschaftlich mit A. NEYT veröffentlichten Arbeit (1887) nicht nur zur Grundlegung der Individualitätslehre wesentlich beigetragen hat, sondern dass er auch durch den Nachweis, dass bei *Ascaris* die 2 Vorkerne selbständig in den Aufbau der beiden ersten Furchungskerne eingehen, zuerst gezeigt hat, dass diese letztern zur Hälfte väterlichen, zur Hälfte mütterlichen Ursprunges sind. Er habe von Anfang an sich gedacht, dass dasselbe in allen spätern Zellgenerationen der Fall sein müsse, und meine und RÜCKERT's Untersuchungen hätten eine neue Stütze für diese Auffassung geliefert. „Mais ce n'est que l'extension aux générations cellulaires ultérieures, ce que j'ai démontré pour la première cellule de l'embryon, où le noyau spermatique et le noyau ovulaire restent absolument indépendants."

Wie bekannt sein dürfte, sind RÜCKERT und ich bei unsern Untersuchungen zunächst von den ruhenden Doppelkernen ausgegangen, und demgemäss haben wir bei Heranziehung der Literatur in erster Linie auf die Erwähnung solcher Doppelkerne geachtet. Es war daher vielleicht verzeihlich, wenn wir in unsern ersten Mittheilungen die VAN BENEDEN'schen Beobachtungen nicht berücksichtigt haben. Um so mehr hätte ich in meiner letzten grössern Arbeit anlässlich des Nachweises, dass bei den Copepoden die Selbständigkeit der Gonomeren in der ganzen Keimbahn Schritt für Schritt zu verfolgen ist, hervorheben müssen, dass bereits EDUARD VAN BENEDEN, unter Hinweis auf das Verhalten der beiden Vorkerne, die Möglichkeit einer solchen Fortdauer vermuthungsweise ausgesprochen hat.

Inhaltsübersicht.

1. Capitel. Die Ergebnisse der experimentellen Bastardforschung.

MENDEL'sche Regeln. Nicht-MENDEL'sche Fälle. Zwischenbildungen. Zusammengesetzte Charaktere. Rückschläge auf „Ahnenformen". Constante Bastardrassen. Abgeleitete Bastarde. Mutationslehre und Bastardlehre.

2. Capitel. Die Geschlechtszellenbildung bei normalen und hybriden Formen.

Zeitpunkt der Spaltungs- und Durchmischungsprocesse. BOVERI'scher Reductionsmodus. KORSCHELT'scher Modus. *Cyclops*-Typus. *Brachystola*-Typus. Beziehungen zwischen den verschiedenen Typen (primäre und secundäre Vierergruppen; Syndesis und Symmixis). Geschlechtszellenbildung bei Hybriden (Befunde bei JUEL, GUYER, METCALF, ROSENBERG, CANNON).

3. Capitel. Beziehungen zwischen den Ergebnissen der Bastardforschung und den cytologischen Beobachtungen.

Fortschritte seit WEISMANN. CANNON'sche Hypothese. DE VRIES'sche Hypothese. GUYER'sche Hypothese. SUTTON'sche Hypothese. Umgestaltung der Individualitätshypothese. Der Kern ein Compositum von Theilkernen (Karyomeren, Idiomeren). Bau der Chromosomen. Entstehung der Chromosomen (Successionshypothese). Ungleichwerthigkeit der Chromosomen. Ungleichwerthigkeit und wechselnde Combination der Chromosomen. Chromosomenbewegungen und Bastardirung.

1. Kapitel.

Die Ergebnisse der experimentellen Bastardforschung.

MENDEL'sche Regeln. Die neuesten Untersuchungen auf dem Gebiete der experimentellen Bastardforschung sind zu einem grossen Theil durch die Wiederentdeckung der sogen. MENDEL'schen Regeln beeinflusst worden.

In den 60er Jahren hat der Brünner Augustinerpater GREGOR MENDEL ausgedehnte Untersuchungen über Pflanzenbastarde angestellt und seine Ergebnisse in mehreren Hauptsätzen zusammengefasst. Die betreffenden Mittheilungen sind in einer nicht allgemein zugänglichen Vereinsschrift niedergelegt worden und daher der Be-

achtung der wissenschaftlichen Welt lange Zeit vollständig entgangen. Erst vor wenigen Jahren (1900) ist durch gleichzeitige Veröffentlichungen von DE VRIES, CORRENS und TSCHERMAK die Aufmerksamkeit der Biologen auf die Entdeckungen MENDEL's gelenkt worden[1]), und seither haben die sogenannten MENDEL'schen Gesetze oder, wie wir besser sagen, Regeln einen ausserordentlichen Einfluss auf die Anschauungen und Untersuchungsziele der mit Vererbungsfragen beschäftigten Biologen gewonnen.

Es sollen im Folgenden die Ergebnisse MENDEL's kurz zusammengefasst werden. Dabei werde ich mich, um Zweideutigkeiten hinsichtlich der Bezeichnung der einzelnen Generationen zu vermeiden, gleich von vorn herein der von BATESON u. SAUNDERS (1902a) vorgeschlagenen Terminologie bedienen. Es sollen die ursprüngliche Eltern-Generation als *P*-Generation (parental generation), die Bastarde als *F*- oder F_1-Generation (filial generation) und die folgenden Generationen durch die Buchstaben F_2, F_3 . . bezeichnet werden. Ferner scheint es mir zweckmässig zu sein, gleichfalls nach dem Vorgang der genannten Autoren, die zur Befruchtung bereiten väterlichen und mütterlichen Geschlechtszellen durchweg als Gameten und den durch ihre Vereinigung entstandenen Keim als Zygote zu bezeichnen. Stammen die Gameten von Eltern gleicher Art oder Rasse ab, so liefern sie eine Homozygote, sind die Eltern von verschiedener Art oder Rasse, handelt es sich also um einen hybriden Keim, so sprechen wir nach dem Vorgang der englischen Autoren von einer Heterozygote.

Die von MENDEL, hauptsächlich an Varietäten der Erbse (Pisum sativum) gewonnenen Ergebnisse, sind im Wesentlichen folgende.

Wählt man zur Bastardirung 2 Varietäten, die sich hinsichtlich eines bestimmten Merkmals, z. B. in der Farbe der Blüthen, von einander unterscheiden, so kommt im reinen MENDEL'schen Falle bei den Bastarden nur der eine der beiden correspondirenden Charaktere[2]) zum Vorschein. Wird z. B. eine roth blühende Rasse mit einer weiss blühenden gekreuzt, so

1) Bezüglich historischer Daten vgl. CORRENS, 1900, 1901a; BATESON u. SAUNDERS, 1902a, p. 6.

2) Die correspondirenden Charaktere zweier Stammformen werden im Folgenden nach dem Vorgange von CORRENS vielfach als „Paarlinge" bezeichnet werden. Der von BATESON u. SAUNDERS angewandte Ausdruck „allelomorphs" scheint mir für unsere Sprache nicht handlich zu sein.

zeigen die Bastarde stets nur rothe Blüthen (Prävalenzregel. Correns).

Von den correspondirenden, mit einander ein Paar bildenden Merkmalen wird dasjenige, welches beim Bastard zum Vorschein zu kommen pflegt, als dominirendes (D), das andere, welches beim Bastard unterdrückt ist, als recessives (R) bezeichnet.

Die zweite, noch wichtigere Thatsache, auf welche Mendel bei seinen Versuchen geführt wurde, besteht darin, dass bei den Nachkommen der Bastarde dominirende und recessive Charaktere in dem ganz bestimmten Zahlenverhältniss von 3 : 1 auf die Individuen vertheilt sind und dass auch in den folgenden Generationen in dieser Hinsicht ganz gesetzmässige Proportionen zu Tage treten.

Zur Erklärung dieser letztern Thatsache hat Mendel die Hypothese aufgestellt, dass die Gameten eines Bastards nicht die Anlagen beider Charaktere enthalten, sondern als die reinen Träger der einen oder der andern Anlage zu betrachten sind. Oder, um es anders auszudrücken, es tritt, wenn der Bastard (F_1) Gameten bildet, eine Spaltung der bei der Bastardbefruchtung mit einander vereinigten Anlagen eines Merkmalpaares ein, in der Weise, dass die eine Hälfte aller Gameten jedes Bastardindividuums nur noch die Anlage für den dominirenden, die andere Hälfte die Anlagen für den recessiven Charakter erhält. Es werden z. B. beim erwähnten Erbsenbastard die Keimzellen entweder nur noch die Anlage für die weisse oder nur die Anlage für die rothe Blüthenfarbe enthalten (Spaltungsgesetz, De Vries).

Betrachten wir nun unter Zuhülfenahme der Hypothese Mendel's die von ihm selbst, von De Vries, Correns, Tschermak, Bateson u. A. gewonnenen Thatsachenreihen, so erhalten wir das durch die schematische Fig. A veranschaulichte Bild. Zum Verständniss der Figur soll bemerkt werden, dass durch 2 kleine, dicht neben einander gelagerte Kreise die durch Vereinigung zweier Geschlechtszellen entstandenen Zygoten (*Zyg*), durch die grossen Kreise die aus den Zygoten hervorgegangenen Individuen (*Ind*) und durch die folgenden kleinen Kreise die von diesen Individuen producirten Gameten (*Gam*) dargestellt werden.

Die Figur zeigt zunächst die beiden durch schwarze bezw. weisse Kreise dargestellten, mit einander zur Kreuzung gelangenden Stammformen (Fig. A, *P Ind*). Durch Vereinigung ihrer Gameten entstehen die hybriden Zygoten oder Heterozygoten (Fig. A, F_1 *Zyg*), aus welchen die Bastardindividuen hervorgehen.

Werden nun 2 Bastardindividuen (Textfig. A, F_1 *Ind*) unter einander gekreuzt (oder erfolgt bei hermaphroditischen Formen Selbstbefruchtung eines Bastards), so gelangen von jedem Individuum sowohl reine D-, als reine R-Gameten zur Befruchtung (Fig. A, F_1 *Gam*), und demgemäss werden vier verschiedene paarweise Com-

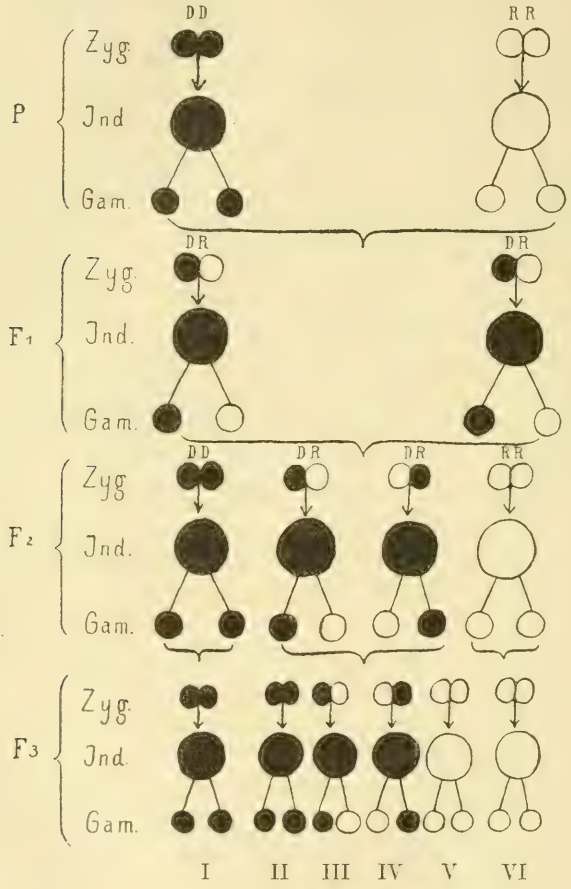


Fig. A.
MENDEL'sche Spaltungen.

binationen zwischen denselben möglich sein, nämlich D♀ + D♂, D♀ + R♂, R♀ + D♂, R♀ + R♂, oder kürzer: DD, DR, RD, RR (Fig. A, F_2 *Zyg*). Es erhält also ein Viertel der befruchteten Eier oder Zygoten (DD) von beiden Seiten die dominirende Anlage und die aus diesen Zygoten hervorgehenden (F_2-) Individuen bringen

daher ausschliesslich den dominirenden Charakter, im oben gewählten Beispiel die rothe Blüthenfarbe, zum Vorschein (Fig. A, F_2 *Ind* links). Zwei Viertel der Zygoten (DR) bekommen von der einen Seite die dominirende, von der andern Seite die recessive Anlage überliefert, und die aus ihnen hervorgehenden Individuen zeigen, da das dominirende Merkmal das recessive nicht zur Entfaltung kommen lässt, gleichfalls den dominirenden Charakter, während der recessive latent bleibt (Fig. A, F_2 *Ind* Mitte). Das letzte Viertel (RR) erhält nur recessive Anlagen, und die aus diesen Zygoten sich entwickelnden Individuen bringen daher, im Gegensatz zu allen übrigen, den recessiven Charakter, in unserm Fall die weisse Blüthenfarbe, zum Vorschein (Fig. A, F_2 *Ind* rechts).

Es enthalten demnach die durch Inzucht oder Selbstbefruchtung der Bastard- oder F_1-Generation entstandenen F_2-Zygoten im Verhältniss von 1 DD : 2 DR : 1 RR theils rein dominirende, theils gemischte, theils rein recessive Anlagen, und von den aus diesen Zygoten sich entwickelnden F_2-Individuen bringen 75% den dominirenden, 25% den recessiven Charakter äusserlich zum Vorschein. Es ist bei manchen Versuchen wunderbar, zu sehen, wie genau dieses Zahlenverhältniss von der F_2-Generation eingehalten wird. So fand z. B. Correns [1]) bei der Selbstbefruchtung der Bastarde einer Erbsenrasse mit gelbem und einer solchen mit grünem Keim, dass von den F_2-Nachkommen 619 die gelbe (dominirende), 206 die grüne (recessive) Färbung des Keimes zeigten.

Findet nun aufs Neue Inzucht oder Selbstbefruchtung innerhalb der verschiedenartigen Kategorien von F_2 statt, so enthalten die Gameten des Looses DD (Fig. A, F_2 *Gam*) durchweg dominirende Anlagen, und dem entsprechend erweisen sich die durch wechselseitige Verbindung dieser Gameten entstandenen Nachkommen (Fig. A, F_3 *Ind. I*) als rein dominirend. Ebenso sind auch die Nachkommen des RR-Looses rein recessive Formen (Fig. A, F_3 *Ind. VI*). Dagegen findet bei der Gametenbildung der beiden DR-Loose wieder eine Spaltung der Anlagen, und zwar unter Einhaltung der nämlichen gesetzmässigen Zahlenverhältnisse wie vorhin, statt, und dem entsprechend zeigen die aus den betreffenden Verbindungen resultirenden F_3-Individuen äusserlich zu drei Vierteln den dominirenden, zu einem Viertel den recessiven Charakter (Fig. A, F_3 *Ind. II—V*).

---

1) Correns, 1900, p. 162.

Entsprechende Zahlenverhältnisse gelten auch für die folgenden, durch Inzucht oder Selbstbefruchtung erhaltenen Bastarde.

Ein besonders schönes Beispiel für die Spaltungserscheinungen liefern die von CORRENS (1901) und DE VRIES (1903, p. 157) untersuchten Maisbastarde, namentlich die zwischen einer stärkehaltigen

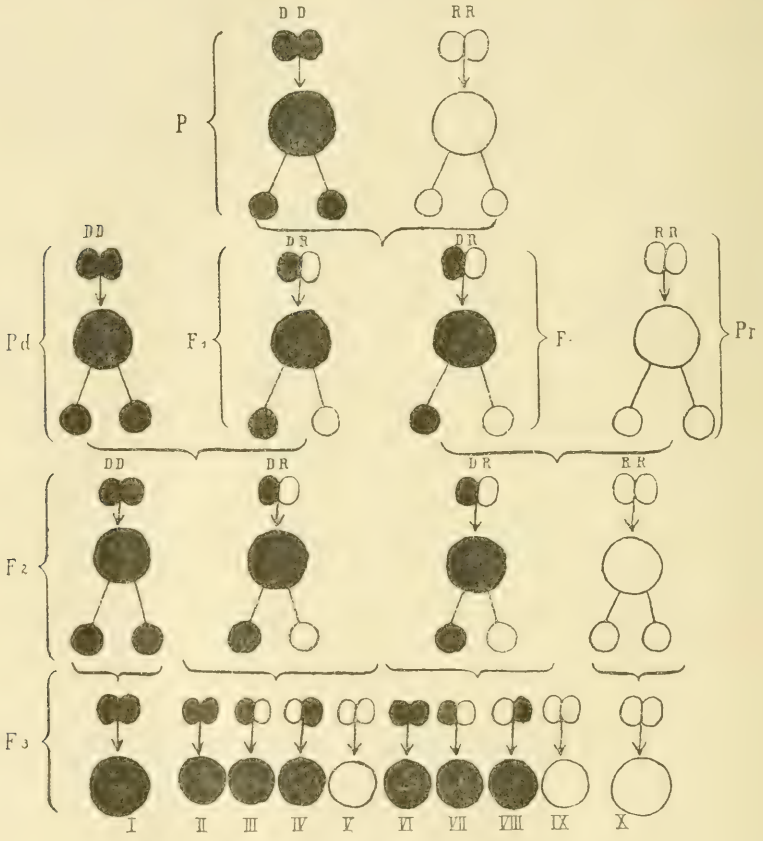


Fig. B.

MENDEL'sche Spaltungen bei Rückkreuzung.

Varietät und dem Zuckermais ausgeführten Kreuzungen. Bei den stärkehaltigen Formen sind die befruchteten Körner im getrockneten Zustand rund und glatt, beim Zuckermais runzlig und durchscheinend, und da sich Stärke- und Zuckergehalt im Sinne MENDEL's als antagonistische Merkmale erweisen, so zeigen bei Weiterzucht der

Bastarde die einzelnen Körner der von ihnen gebildeten Kolben zu drei Viertel die dominirende, glatte, zu einem Viertel die recessive runzlige Beschaffenheit. Das Beispiel ist deswegen von besonderem Interesse, weil man jederzeit in der Lage ist, an den aufbewahrten, getrockneten Kolben die Zahlenverhältnisse zu demonstriren.

Eine Art Probe auf die Gültigkeit der Mendel'schen Spaltungstheorie liefern die Rückkreuzungen der Bastarde mit den elterlichen Stammformen. Aus der Textfig. B, welche links die Kreuzung mit dem das dominirende Merkmal besitzenden Elter (*Pd*), rechts die mit der recessiven Stammform (*Pr*) darstellt, ergiebt sich ohne Weiteres, dass aus der Kreuzung des Bastards (F_1) mit der dominirenden Stammform (*Pd*) lauter Individuen mit dem dominirenden Merkmal (DD und DR) hervorgehen. Die Hälfte derselben (DD) liefert bei Inzucht oder Selbstbefruchtung ausschliesslich Nachkommen mit dem dominirenden Charakter (Fig. B, F_3 *I*), die andere Hälfte (DR) erzeugt im Verhältniss von 3 : 1 sowohl dominirende als recessive Nachkommen (Fig. 2, F_3 *II—V*). Bei der Rückkreuzung des Bastards mit der recessiven Elternrasse (*Pr*) bestehen ähnliche Verhältnisse: nur dass der Hälfte mit dem rein dominirenden Charakter eine rein recessive Linie entspricht (Fig. B, F_3 *X*).

Es wurde bisher das Verhalten der Bastarde bezüglich eines einzigen Merkmalspaares besprochen, ohne dass Rücksicht darauf genommen wurde, ob die betreffenden Stammformen sich noch in andern Merkmalspaaren unterscheiden oder ob die Bastarde eigentliche Monohybriden (De Vries)[1]) sind, d. h. von Eltern abstammen, die nur in dem einen Merkmalspaar differiren. Unterscheiden sich nun die beiden mit einander gekreuzten Stammformen durch zwei oder mehrere Merkmalspaare (Farbe der Blüten, Farbe der Keime u. s. w.), sind also die Kreuzungen dihybrid oder polyhybrid (De Vries), so gilt nach Mendel der wichtige Satz, dass die einzelnen Merkmalspaare sich mit Bezug auf die Spaltungserscheinungen durchaus unabhängig von einander verhalten. Sind die Eltern z. B. in zwei Merkmalspaaren verschieden, so liefert der Bastard nicht bloss zweierlei, sondern, da die vier in Betracht kommenden Merkmale sich kreuzweise combiniren können, viererlei Gameten.

1) In einem allgemeinern Sinn spricht De Vries (1903, p. 114) auch dann von monohybriden Kreuzungen, wenn man bei einem Versuche nur einen einzigen Differenzpunkt, eine einzige elementare Eigenschaft in Betracht zieht, unabhängig von der Frage, ob es daneben noch andere Unterschiede giebt oder nicht.

In dem classischen Dihybriden-Versuche MENDEL's wurde eine Erbsensorte mit gelben Cotylen und Stärkegehalt, also mit gelben runden Samen, befruchtet durch eine Sorte mit grünen Cotylen und Zuckergehalt, dem gemäss mit grünen, kantigen oder runzligen Samen.

Bei diesem Versuch ist jedoch, wie bei allen, welche sich auf die Eigenschaften der Samen beziehen, die Unterscheidung der Generationen etwas erschwert. Ich benutze daher als Beispiel ein construirtes Verhältniss, in welchem die eine Stammform als Keimpflanze gelbe Cotyledonen, im reifen Zustand rothe Blüthen, die andere grüne Cotyledonen und weisse Blüthen haben möge. „Roth" und „Gelb" sollen dominirende, „Weiss" und „Grün" recessive Charaktere sein. Die Bastarde haben also gelbe Cotyledonen und später rothe Blüthen.

Nach dem Obigen bilden nun die Bastarde je viererlei Gameten männlichen und weiblichen Geschlechts, nämlich:

Roth—Gelb ♂, Roth—Grün ♂, Weiss—Gelb ♂, Weiss—Grün ♂;
Roth—Gelb ♀, Roth—Grün ♀, Weiss—Gelb ♀, Weiss—Grün ♀.

Durch die Befruchtung werden also 16 verschiedene Classen von Zygoten erzielt, welche die vier Merkmale in 10 verschiedenen Combinationen enthalten:

Roth—Gelb × Roth—Gelb.
2 Roth—Gelb × Roth—Grün.
2 Roth—Gelb × Weiss—Gelb.
2 Roth—Gelb × Weiss—Grün.
Roth—Grün × Roth—Grün.
2 Roth—Grün × Weiss—Gelb.
2 Roth—Grün × Weiss—Grün.
Weiss—Gelb × Weiss—Gelb.
2 Weiss—Gelb × Weiss—Grün.
Weiss—Grün × Weiss—Grün.

In Folge des Dominirens von Roth und Gelb sind unter den aus den Zygoten hervorgehenden Pflanzen äusserlich nur viererlei Formen unterscheidbar, nämlich Roth—Gelb, Roth—Grün, Weiss—Gelb und Weiss—Grün, und zwar müssen sich die Individuenzahlen wie 9 : 3 : 3 : 1 verhalten.

Bei einigen Versuchen von MENDEL und CORRENS haben sich diese Zahlenverhältnisse thatsächlich in sehr genauer Weise herausgestellt. So fand CORRENS in einem bestimmten Falle die (auf 1000 berechneten) Zahlen 565, 191, 176, 68 statt der berechneten Zahlen 562,5, 187,5, 187,5, 62,5.

Bei der grossen Wichtigkeit, welche die Unabhängigkeit der Merkmalspaare in theoretischer Hinsicht hat, mögen noch zwei Beispiele eine kurze Erwähnung finden.

Papaver somniferum Danebrog ist eine niedrige Sorte des Gartenmohnes, welche am Grunde der scharlachrothen Kronenblätter anstatt der schwarzen weisse Herzflecke besitzt, so dass das weisse Kreuz des dänischen Feldzeichens zum Vorschein kommt; Pap. somniferum Mephisto polycephalum dagegen ist eine hohe Varietät, welche schwarzviolette Herzflecke und ausserdem die als Polycephalie oder Polycarpie bekannte Monstrosität, d. h. die Umwandlung einzelner Staubgefässe in überzählige Carpelle, aufweist. Bei der Kreuzung tritt in der F_2-Generation eine Spaltung der Blüthenfarbe im Mendel'schen Verhältnisse hervor, und ebenso erscheint auch die Polycephalie gespalten, wenn auch nicht ganz so gesetzmässig wie die Blüthenfarbe. Dabei ist die eben genannte Anomalie ziemlich gleichmässig über die Individuen mit dunklen und mit weissen Herzflecken vertheilt, so dass also in deutlicher Weise eine Unabhängigkeit der beiden Merkmalspaare hervortritt (De Vries, 1903, p. 360).

Leghornhühner mit einfach gezacktem Kamm, normaler Zehenzahl und gelben Beinen und Dorkings mit „Rosenkamm“ [1]), überzähliger Zehe und weissen Beinen liefern zusammen eine Nachkommenschaft, welche in der F_2-Generation die genannten Merkmale in den verschiedensten Combinationen aufweist, z. B. Vögel mit einfachem Kamm, Extrazehen und weissen Beinen oder solche mit Rosenkamm, normaler Zehenzahl und gelben Beinen (Bateson u. Saunders, 1902, p. 110).

Nicht-Mendel'sche Fälle. Die Mendel'schen Regeln haben bei einer Reihe von Pflanzen- und Thierversuchen eine geradezu überraschende Bestätigung erfahren. Indessen sind schon Mendel selbst und noch mehr seine Nachfolger bei ihren Versuchen auf Verhältnisse gestossen, welche in einzelnen Punkten von den reinen Mendel'schen Fällen abweichen oder sich überhaupt nur mittels einer Hülfshypothese dem Schema einordnen lassen.

---

1) Ein Rosenkamm besteht aus zahlreichen papillenförmigen Erhebungen, welche in derselben Horizontalebene stehen.

Die wichtigsten dieser Ausnahmen sind folgende:

1. Zwischenbildungen. Schon MENDEL hatte bei seinem Versuche mit Hieracium die Erfahrung gemacht, dass der Bastard sehr oft, anstatt das dominirende Merkmal in reiner oder nahezu reiner Form zum Vorschein zu bringen, eine Art Zwischenbildung aufweist. Es können in diesem Falle Bastardindividuen, welche bei einem Bastardirungsexperiment erzeugt werden, entweder sämmtlich das gleiche Merkmal zeigen oder sie können in verschiedenen Abstufungen sich bald mehr der einen, bald mehr der andern Stammform nähern.

Werden z. B. weisse Leghornhühner mit schwarzen Indian Games gekreuzt, so zeigt das Gefieder der Bastarde fast ausnahmslos eine weisse oder schmutzig weisse Grundfärbung und schwarze Flecken, welch letztere entweder nur einzelne Theile von Federn bedecken oder sich auf ganze Federn oder auf kleinere Bezirke des Gefieders ausdehnen. Die Bastarde weisen also eine Art intermediärer Färbung auf, welche sich sowohl auf den Grundton als auf die Zeichnung erstrecken kann (BATESON u. SAUNDERS, 1902, p. 94).

In mancher Hinsicht noch instructiver ist die Art, wie sich bei der erwähnten Kreuzung die Eigenschaften des Kammes übertragen. Die Indian Games besitzen einen „pea-comb", d. h. einen Kamm mit 3 Längsleisten, auf welchen erbsenförmige Tuberkel sitzen, die weissen Leghorns dagegen tragen den einfachen, hohen, tief gezackten Kamm, den wir bei den gewöhnlichen italienischen Landhühnern finden. Die Kreuzungsversuche zeigen nun, dass der pea-comb gegenüber dem einfachen Kamm die dominirende Form ist. Trotzdem erscheint aber beim Bastard selbst niemals der reine pea-comb, sondern entweder der (recessive) einfach-gezackte Kamm der Leghornrasse oder, in verschiedenen Abstufungen, eine intermediäre Form des pea-comb.

In den hier aufgezählten Fällen versagt die Prävalenzregel bezüglich der F_1-Generation, dagegen folgt die F_2-Generation dem Spaltungsgesetze, in so fern hier die Spaltung der Anlagen und die Reinheit der Gameten in den gesetzmässigen Zahlenverhältnissen zum Vorschein kommt.

Nun bildet aber, wie schon BATESON (1902, p. 152) in einem andern Zusammenhange ausgeführt hat, nicht das Dominiren eines der antagonistischen Merkmale, sondern die aus den statistischen Ergebnissen der Bastardirungsversuche theoretisch abgeleitete Rein-

heit der Gameten den in vererbungsgeschichtlicher Hinsicht wesentlichen Punkt in der Mendel'schen Lehre.

Es lassen sich demnach die angeführten Erscheinungen ohne Weiteres den reinen Mendel'schen Fällen angliedern, ja, wir werden auf Grund der neuern Untersuchungen sogar sagen müssen, dass in den Mendel'schen Fällen nicht das Dominiren des einen Charakters, sondern das Auftreten von Zwischenbildungen in der F_1-Generation die Regel darstellt.[1])

2. Zusammengesetzte Charaktere (Compound allelomorphs, Bateson u. Saunders). Schon Mendel hatte bei Kreuzungen zwischen Phaseolus-Rassen gefunden, dass sich hier die F_2-Generation den Gesetzen seiner monohybriden Erbsenkreuzungen nicht fügte. Die weisse recessive Blüthenfarbe erschien, statt in einem Viertel der Fälle, nur ganz ausnahmsweise, und statt der dominirenden rothen Farbe traten alle Abstufungen zwischen Purpurroth und Blassviolett auf. Mendel glaubte nun, dass sich auch diese Fälle mit seinen Gesetzen in Einklang bringen lassen unter der Voraussetzung, dass die Blüthenfarbe von Phaseolus multiflorus aus zwei oder mehreren selbständigen Farben zusammengesetzt sei, von denen jede einzelne sich verhält wie jedes andere, dem Mendel'schen Gesetze folgende Merkmal. Es würde sich also, um die Ausdrucksweise von De Vries anzuwenden, die betreffenden Blüthenfarben bei Kreuzungen wie Dihybriden, Trihybriden u. s. w. verhalten, je nach dem Grade ihrer Zusammensetzung. Mendel meint schliesslich, dass wir auf diesem Wege die ausserordentliche Mannigfaltigkeit in der Färbung unserer Zierblumen begreifen lernen würden.

Eine vollkommen analoge Annahme haben Tschermak (1902), Bateson u. Saunders (1902, p. 142), Castle u. Allen (1903), sowie De Vries (1903) zur Erklärung gewisser Bastardirungsergebnisse gemacht, und thatsächlich stehen auch die bei den Versuchen ermittelten, wirklichen Zahlenverhältnisse in vielen Fällen mit den von dieser Annahme aus theoretisch berechneten Zahlenwerthen im besten Einklang.

So hat z. B. De Vries (1903, p. 196) bei der Kreuzung einer rothen und weissen Varietät des Löwenmauls (Antirrhinum majus) in der F_2-Generation 4 Farbencombinationen erhalten: „Roth" (Röhre und Lippen roth, letztere dunkler), „Fleischfarbig" (Röhre und Lippen blass roth), „Delila" (Röhre blass oder weiss, Lippen dunkel

1) Vgl. hierzu namentlich De Vries, 1903, p. 18.

roth), „Weiss“ (Weiss mit sehr blass rothem Anhauch), und zwar (in einem speciellen Falle) im Verhältniss von 58 : 17 : 20 : 4. Nimmt man an, dass „Roth“ einen aus „Fleischfarbig“ und „Delila“ zusammengesetzten Charakter darstellt (R = F + D)[1]), so ergiebt sich durch Berechnung das Zahlenverhältniss 56.25 : 18,75 : 18,75 : 6,25. Es zeigt sich also, dass die thatsächlichen Zahlen mit den erwarteten in guter Uebereinstimmung stehen.

3. Rückschläge auf „Ahnenformen“. Viel weiter ab vom MENDEL'schen Typus liegen diejenigen durch DARWIN berühmt gewordenen Fälle, in welchen bei Kreuzung zweier verschiedener Rassen die Bastarde weder dem einen noch dem andern Elter gleichen, noch auch eine Zwischenform bilden, sondern einen Rückschlag auf eine hypothetische oder mit Sicherheit festzustellende Ahnenform darstellen. In dieser Richtung haben die in neuerer Zeit wiederholt angestellten Bastardirungsversuche mit verschiedenen Rassen der Hausmaus ein besonderes Interesse gewonnen. Nach den Ergebnissen von HAACKE, VON GUAITA, DARBISHIRE, CASTLE u. G. M. ALLEN[2]) werden bei der Kreuzung von Albinos der Hausmaus mit gescheckten Rassen, ins Besondere mit den bekannten japanischen Tanzmäusen, fast durchweg Bastarde erzielt, welche in Grösse, Färbung und Temperament einen vollkommnen Rückschlag auf die wilde graue Hausmaus erkennen lassen.

Bekanntlich hat WEISMANN (1892, p. 415) zur Erklärung des Rückschlages auf Charaktere weit entfernter Vorfahren angenommen, dass im Keimplasma der beiden Elternrassen alte, in der Minderheit befindliche und daher nicht zur Herrschaft gelangende Vorfahrendeterminanten stecken, dass diese bei erfolgter Kreuzung unter günstigen Umständen sich summiren und nun im Bastarde gegenüber den sich gegenseitig hemmenden und in ihrer Wirkung aufhebenden Rassendeterminanten, gewissermaassen als tertii gaudentes, zur Majorität gelangen können.

An diese Ausführungen wird man erinnert, wenn man die Erklärung liest, welche die auf dem Boden der MENDEL'schen Lehre stehenden Forscher für die Kreuzungsrückschläge geben. So nehmen BATESON u. SAUNDERS (1902, p. 147) an, dass auch in diesen Fällen

1) Vgl. hierzu die etwas modificirte Deutung des Versuchs bei BATESON (1902 a).

2) Vgl. die Zusammenstellung bei W. E. CASTLE and GLOVER M. ALLEN, 1903.

die in den Elternrassen steckenden Anlagen eine zusammengesetzte Natur haben, dass sie „compound allelomorphs" seien, welche bei der Gametenbildung unter Umständen in einfachere Bestandtheile (hypallelomorphs) aus einander brechen können. Durch bestimmte Combinationen solcher einfacher Componenten können dann bei der Kreuzung Heterozygoten entstehen, welche das aufweisen, was wir mit einigem Grund als Vorfahrencharaktere betrachten. Es sei übrigens durchaus irreführend, beim Wiedererscheinen solcher Vorfahrencharaktere (ancestral characters) von einem Wiedererscheinen der Vorfahrenform zu reden. Denn „these heterozygotes will not breed true and are ancestral in no real sense".

In ähnlichem Sinne äussert sich De Vries an verschiedenen Stellen seines Werkes. Bei den „Rückschlägen" auf den Arttypus, welche im Gartenbau eine so grosse Rolle spielen, handelt es sich nach De Vries (1903, p. 375) nicht um reinen Atavismus, sondern um die Folgen von Kreuzungen. In den grossen Gärtnereien pflegen aus praktischen Gründen die verschiedenen Varietäten einer und derselben Art in engerer Nachbarschaft cultivirt zu werden. Wenn dann nur einzelne Individuen einer Varietät zufälliger Weise durch Hummeln oder Falter mit dem Staub der Stammform gekreuzt werden, so werden in der Aussaat des folgenden Jahres stets einzelne Pflanzen mit dem Artmerkmal zum Vorschein kommen. Diese bilden die Atavisten des Gartenbaus.

Alles in Allem dürfte es sich also bei den Rückschlägen wohl niemals um eine spontane, aus dem Individuum selber heraus kommende Umkehrung oder Umstimmung auf die Vorfahrenform handeln, sondern es sind stets Kreuzungen dabei im Spiele. Zu betonen ist jedoch dabei, dass es sich in einzelnen Fällen doch nicht bloss, wie Bateson u. Saunders in den von ihnen untersuchten Fällen anzunehmen Grund haben, um die Reproduction einzelner Vorfahrencharaktere handelt, sondern dass, wie dies bei Darwin's Taubenkreuzungen und auch bei den Experimenten mit den Mäusen hervortritt, anscheinend sämtliche Charaktere der Stammform wieder gleichzeitig zum Vorschein kommen können, so dass geradezu die vollständige Vorfahrenform erzeugt wird. Speciell bei den Mäuseversuchen sind die grauen Bastarde, die durch Kreuzung von Albinos und gescheckten Tanzmäusen entstehen, nicht bloss ihrer Färbung nach, sondern wie von Guaita festgestellt hat, auch in Grösse und Temperament der wilden Hausmaus gleich.

4. Constante Bastardrassen (First crossing breeding true). Den Botanikern sind eine Reihe von Fällen bekannt, in welchen die Nachkommen der Bastarde mit vollkommner Constanz die sämmtlichen Charaktere der Bastarde selber zeigen, in welchen also, um uns an die MENDEL'sche Ausdrucksweise anzulehnen, die Charaktere des Bastards in seinen Gameten nicht gespalten werden. Sämmtliche Gameten und die durch ihre Vereinigung entstehenden Zygoten sind also gleichförmig und lassen nur die im Bastard selber hervortretenden Charaktere zum Vorschein kommen. Die bekannteste dieser sogenannten constanten Bastardrassen ist Aegilops speltaeformis, eine Kreuzung zwischen einer wildwachsenden Graminee, dem Walch (Ae. ovata), und dem Weizen (Triticum vulgare).[1])

Einen speciellen Fall von constanten Bastardrassen bilden die sogenannten „falschen Bastarde" von MILLARDET.[2]) Es handelt sich hier um Bastarde zwischen verschiedenen wild wachsenden Arten und cultivirten Sorten der Erdbeere (Fragaria), welche sich als durchaus einseitig erweisen, d. h. nur dem einen der Eltern (fast ausnahmslos der Mutter) mit völligem Ausschluss des andern gleichen und sich auch in ihren Nachkommen gleich bleiben.[3])

Alle diese Fälle stehen in zweifellosem Gegensatz zu den MENDEL-schen, und wir werden weiter unten sehen, dass DE VRIES sie als einen besondern Kreuzungstypus der MENDEL'schen Gruppe gegenüberstellt. Im Uebrigen soll nur kurz bemerkt werden, dass BATESON (1902, p. 153) gegenüber manchen der in der Literatur als constante Bastarde bezeichneten Formen das Bedenken erhebt, ob nicht vielleicht doch eine MENDEL-sche Spaltung stattgefunden habe, welche jedoch durch bewusste oder unbewusste Selection der rein dominirenden Gameten nachträglich verdeckt wurde.

5. Abgeleitete Bastarde. Werden Bastarde nicht unter einander, sondern mit einer dritten verwandten Art oder einem andern Mischling gepaart, so können sogenannte abgeleitete Bastarde entstehen. Dieselben werden, je nach der Zahl der ursprünglichen reinen

1) Vgl. DE VRIES, 1903, p. 71.

2) Vgl. A. MILLARDET, Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation, in: Mém. Soc. Sc. phys. nat. Bordeaux, V. 4 (4) 1894 (citirt bei BATESON u. SAUNDERS, 1902, p. 154 und DE VRIES, 1903, p. 31).

3) Ueber die von HÄCKEL u. A. citirten, viel discutirten constanten Thierbastarde, insbesondere die Leporiden (*Lepus timidus* ♀ × *L. cuniculus* ♂) und die chilenischen Ziegenschafe vgl. die kritischen Bemerkungen in ACKERMANN's verdienstvoller Zusammenstellung (1898, p. 63 u. 75). Ueber constante Bastardrassen vgl. ferner W. DÜNKELBERG, 1903, p. 368.

Arten oder Typen, welche zur Entstehung beigetragen haben oder „im Bastarde verbunden sind", als zweielterliche oder binäre, dreielterliche oder ternäre u. s. w. bezeichnet (De Vries, 1903, p. 79). Ein ternärer Bastard ist z. B. das von Darwin (1868, V. 2, p. 56) citirte Product einer Pferdestute und eines Esel-Zebra-Bastards. In ähnlicher Weise gelang es Darwin selbst (1868, V. 1, p. 246, Anm.), bei Tauben in einem Vogel fünf der distinctesten Arten mit einander zu vereinigen, und Wichura[1]) hat bei seinen Versuchen mit Weiden sogar 6 Arten mit einander in einem Bastard verbunden.

Wir müssen nun allerdings, wie De Vries bemerkt, die Ausdrucksweise, es seien in einem Bastard so und so viele Arten mit einander *verbunden*, streng genommen für unrichtig erklären, weil man meist gar nicht weiss, ob alle Eigenschaften aller Eltern oder auch nur von jedem Elter ein oder einige Merkmale in dem Bastard beibehalten worden sind.

Fragen wir uns nun speciell, in wie weit die betreffenden Fälle mit dem Mendel'schen Modus im Einklang stehen. Offenbar ist es in dieser Hinsicht von Wichtigkeit, festzustellen, ob es möglich ist, in Bezug auf eine *einzelne* sichtbare Eigenschaft, z. B. die Farbe, die Merkmale von *drei* oder *noch mehr* Stammformen in einem abgeleiteten Bastard zu vereinigen. Würde dies der Fall sein, so wäre offenbar eine Uebereinstimmung mit Mendel *nicht* vorhanden, da ja, wie ohne Weiteres zu sehen ist, in den Mendel'schen Fällen die Enkel-Zygoten stets nur die Anlagen von *zweien* der vier Grosseltern enthalten können.

Ganz klare Fälle scheinen in dieser Richtung noch nicht vorzuliegen: ist doch sogar, wie Bateson (1902, p. 157) zu zeigen versuchte, der Fall mit den dreifarbigen Jagdhundbastarden, welcher Galton bei der Ausarbeitung seiner bekannten Vererbungsformel vorgelegen hat, nicht ganz unzweideutig.

Jedenfalls sind die abgeleiteten Bastarde einer erneuten Untersuchung an geeignetem Material zu unterziehen, und es müsste festgestellt werden, ob sich thatsächlich mehr als zwei zusammen gehörige Merkmale in einem Bastard zusammen ziehen lassen, ob ins Besondere die Galton'sche Formel, welche eine derartige mehrfache Verbindung voraussetzt, in bestimmten Fällen eine Gültigkeit hat.[2])

1) Citirt bei Darwin, 1868, V. 2, p. 352 und bei De Vries, 1903, p. 87.

2) Ueber einen Versuch, die von Guaita'schen Bastardirungs-Experi-

Im Zusammenhang damit müsste genauer untersucht werden, ob auch jene ungeraden Mischungsverhältnisse, welche in den bei den Thierzüchtern gebräuchlichen Bezeichnungen „$^3/_4$-Blut", „$^7/_8$-Blut" u. s. w. ihren Ausdruck finden, im eigentlichen Sinne des Wortes vorkommen, ob überhaupt in den Zygoten die Anlagen in andern als in der MENDEL'schen Proportion 1 : 1 mit einander vereinigt werden können.

Es sei mir zum Schlusse gestattet, hier eines Falles zu gedenken, über welchen mir der Besitzer des Stuttgarter Zoologischen Gartens, Herr AD. NILL, in liebenswürdiger Weise genauere Auskunft gegeben hat und welcher immerhin die Möglichkeit, dass es thatsächlich Dreiviertelbastarde im strengen Sinne des Wortes giebt, nahe legt. Seit längerer Zeit wurden von Herrn NILL Bastarde zwischen *Ursus arctos*-♀ und *U. maritimus*-♂ gezüchtet. Die ausgewachsenen Bastardweibchen stellen in verschiedener Hinsicht eine wirkliche Zwischenform zwischen braunem Bär und Eisbär dar; namentlich gilt dies für die Form des Kopfes und ins Besondere der Schnauze, während die Ohren und vor Allem der ganze Hinterkörper mehr dem *arctos*-Typus entsprechen. Was die Färbung anbelangt, so zeigen Kopf und Hals das reine Weiss des Eisbären, während der übrige Körper bis auf den dunklen Rückenstreifen (Aalstrich) hell rostbraun ist und somit gewissermaassen die Merkmale der beiden Stammformen zur Mischung bringt. Wurden diese Bastardweibchen mit dem Eisbären, also mit dem eignen Vater, gekreuzt, so wurden Nachkommen erzeugt, welche, im Ganzen betrachtet, die Merkmale des braunen Bären und Eisbären im Verhältniss von 1 : 3 aufweisen und somit das Aussehen von eigentlichen Dreiviertelbastarden haben. Dies zeigt sich namentlich in der Form des Kopfes, welche sich noch viel mehr derjenigen des Eisbärenkopfes nähert, als dies bei dem Bastard selber der Fall ist, und ebenso ist die Gesammtfärbung entsprechend derjenigen des Vaters, beziehungsweise Grossvaters, fast ganz weiss geworden, abgesehen von einem braunen Anflug, welchen der Hinterkörper namentlich im Sommer zeigt und der gewissermaassen einen Rest der *arctos*-Färbung darstellt.

---

mente in Bezug auf die Gültigkeit der GALTON'schen Formel zu prüfen, vgl. DAVENPORT, 1900.

Mutationslehre und Bastardlehre. Durch die Wiederentdeckung und die in zahlreichen Fällen erfolgte Bestätigung der Mendel'schen Regel durch De Vries, Correns und Tschermak wurde eine erste feste Grundlage für die Bastardlehre gewonnen. Es lag zunächst selbstverständlich nahe, zu erproben, ob vielleicht die Mendel'sche Regel zu einem Gesetz von allgemeiner Gültigkeit erhoben werden könne und ob die schon von Mendel angeführten Ausnahmen nicht bloss scheinbare seien. Wie wir gesehen haben, ist indessen namentlich durch die Untersuchungen von Correns sowie von Bateson u. Saunders die Grenze für die Gültigkeit der Regel eine etwas engere geworden, und es wurde so allmählich und immer nachdrücklicher eine Scheidung zwischen einer Mendel'schen und nicht-Mendel'schen Gruppe von Thatsachen vorgenommen.[1]) Diese Gegensätzlichkeit hat nun in dem neuesten Werke von De Vries (1903) eine wesentlich schärfere Formulirung gewonnen und zwar hauptsächlich dadurch, dass De Vries versucht hat, die Hauptsätze seiner Mutationslehre und die Ergebnisse der Bastardirungsversuche mit einander zur Deckung zu bringen (vgl. auch 1903a).

Bekanntlich unterscheidet De Vries zwischen der oscillirenden oder fluctuirenden Variabilität, auf Grund deren die Individuen einer Gruppe (Varietät, Art) in ihrem Aeussern um ein Mittel schwanken und durch alle möglichen Zwischenstufen mit einander verbunden sind, und den mutativen, stossweise vor sich gehenden Processen, durch welche grössere, discontinuirliche Abänderungen geschaffen werden, durch welche also den elementaren Eigenschaften oder innern Anlagen einer Art, auf denen die äusserlich sichtbaren Merkmale beruhen, jedesmal eine neue hinzugefügt wird.

Bei der Bildung neuer Varietäten und Arten kommen nur die letztern Vorgänge, die Mutationen, in Betracht, und zwar treten dieselben in 3 verschiedenen Formen auf. Entweder werden neugebildete innere Anlagen aus dem latenten in den activen Zustand übergeführt, d. h. es werden die äussern Merkmale, welche durch diese innern Anlagen bedingt sind, sichtbar gemacht. Auf solchen

1) Zusammenstellungen derjenigen Merkmalspaare, welche nach unsern bisherigen Kenntnissen der Mendel'schen Regel folgen, finden sich bei Correns, 1901, p. 143; Bateson u. Saunders, 1902, p. 139; De Vries, 1903, p. 146.

progressiven Mutationen beruht im Wesentlichen die fortschrittliche Differenzirung in der organischen Natur, also die Bildung neuer Arten.

Zweitens können gewisse innere Anlagen oder elementare Eigenschaften aus dem activen in den latenten Zustand zurücktreten, d. h. es verschwinden die ihnen entsprechenden äussern Merkmale (z. B. die Farbe oder Behaarung). Durch solche retrogressive Mutationen werden neue Varietäten gebildet.

Etwas complicirter stellt sich die dritte Form von Mutationen dar. Bei manchen Rassen kann eine bestimmte Anlage bei den verschiedenen Individuen in verschiedenen Zuständen der Activität zu beobachten sein. In diesem Fall spricht DE VRIES von semilatenten Eigenschaften (im weitern Sinne). Vielfach steht eine solche semilatente Eigenschaft als Anomalie zu einer andern, activen in dem Verhältniss, dass sich die entsprechenden sichtbaren Eigenschaften als vicarirendes Paar gegenseitig ausschliessen. In einem solchen Verhältniss stehen z. B. fünfzählige und dreizählige Kleeblätter, Keimpflanzen mit dreizähligen und zweizähligen Samenlappen u. a., wobei jedesmal das erstgenannte Merkmal der semilatenten Anlage oder der Anomalie, das zweite der activen, normalen Anlage entspricht. In Bezug auf die relative Häufigkeit, in der die semilatente und ihre vicarirende Eigenschaft zur Aeusserung kommen, können verschiedene Abstufungen auftreten: bei sogenannten Halbrassen z. B. äussert sich die semilatente Eigenschaft nur ganz selten, in wenigen Individuen auf jedes Hundert oder Tausend (semilatent im engern Sinne), in den Mittelrassen dagegen geht die Eigenschaft, welche bei den Halbrassen semilatent ist und nur bei sehr wenigen Individuen erscheint, in einen activen Zustand über, sie wird der vicarirenden, normalen Eigenschaft in Bezug auf die Häufigkeit des Auftretens ebenbürtig, so dass beide in etwa 50% aller Fälle zum Vorschein kommen. Der Zustand, welchen die die Anomalie bedingende Eigenschaft in den Mittelrassen zeigt, ist dann nicht mehr als semilatent im engern Sinne, sondern als semiactiv zu bezeichnen.

Werden nun entweder semilatente Eigenschaften auf mutativem Wege (d. h. nicht willkürlich, durch Zuchtwahl, sondern „zufällig", durch unbekannte Combinationen von Ursachen) semiactiv oder werden latente activ, so spricht DE VRIES von degressiven Mutationen. Auch durch diese dritte Form von mutativen Processen werden nicht neue Arten, sondern nur neue Varietäten erzeugt.

Diesen verschiedenen Formen von Mutationen stehen nach De Vries zwei Haupttypen von Kreuzungen gegenüber: Die Mendel'schen Kreuzungen, welche zwischen Stammformen mit einer gleichen Anzahl von elementaren Eigenschaften vor sich gehen und den Spaltungsgesetzen folgen, und die unisexuellen Kreuzungen, welche dadurch bedingt sind, dass in dem einen der Stammeltern wenigstens eine Eigenschaft ist, welche dem andern durchaus fehlt.

Nach den Erfahrungen und Anschauungen von De Vries würde nun ein einfacher Zusammenhang zwischen den verschiedenen Formen von Mutationen und den Haupttypen von Kreuzungen in der Weise bestehen, dass die retrogressiven und degressiven Mutationen den Mendel'schen Kreuzungen, die progressiven den unisexuellen entsprechen. Das soll soviel heissen: Die auf dem Wege einer retrogressiven oder degressiven Mutation entstandenen Varietätsmerkmale folgen, wenn sie mit ihren antagonistischen Merkmalen gekreuzt werden, den Mendel'schen Gesetzen. Wird z. B. eine weissblühende Varietät, welche auf retrogressivem Wege aus einer rothblühenden entstanden ist, mit der rothblühenden Stammform gekreuzt, so erfolgt bei der Bildung der Gameten der Bastarde die Mendel'sche Spaltung. Kommen nun solche retrogressive oder degressive Merkmale gruppenweise bei den zur Kreuzung gelangenden Sorten vor, handelt es sich also um dihybride oder polyhybride Kreuzungen, so werden diese Merkmale in der F_2-Generation nach den gegebenen Regeln (S. 170) in neue Combinationen treten. Es können dann auf diese Weise nicht bloss inconstante, sondern auch constante Bastardrassen zu Stande kommen, sobald die vom Züchter bevorzugten Combinationen von den noch spaltungsfähigen Combinationen isolirt worden sind. So liefert z. B. die unbehaarte, weissblüthige Lychnis vespertina glabra, wenn sie mit dem Pollen der behaarten, rothblühenden L. diurna bestäubt wird, eine constante Bastardrasse mit rothen Blüthen und unbehaarten Blättern. Zur Ergänzung sei hinzugefügt, dass von den beiden antagonistischen Merkmalen eines Paares nach De Vries im Bastard in der Regel das phylogenetisch ältere überwiegt, z. B. dominirt die rothe Blüthenfarbe gegenüber der auf retrogressivem Wege entstandenen weissen Varietät, die Behaarung gegenüber der glatten Beschaffenheit der Blätter (De Vries 1903, p. 33, 145).[1])

1) Diese Regel zeigt übrigens auf andern Gebieten bemerkenswerthe

Einen Gegensatz zu den hier besprochenen Varietätsmerkmalen bilden nun die Artmerkmale. Diese sollen, wie wir gesehen haben, auf dem Wege von progressiven Mutationen entstehen, und bei Kreuzung ihrer Träger mit andern Arten treten die Erscheinungen der unisexuellen Kreuzungen zu Tage. Wird, um einen einfachen Fall anzuführen, eine neue Art mit ihrer Mutterart, aus der sie durch einmalige Mutation hervorgegangen war, gekreuzt, so unterscheidet sich die erstere von der letztern durch eine einzige elementare Eigenschaft. Alle Eigenschaften der beiden Eltern kann man sich daher bei der Kreuzung paarweise zusammengelegt denken, nur die neue Eigenschaft der jüngern Art findet in der Stammart keine gleichnamige Eigenschaft und bleibt daher im Bastard ungepaart. Offenbar muss es bei den meisten sogenannten Artkreuzungen solche ungepaarte Eigenschaften geben, und da dieselben nur von dem einen Elter herstammen, so kann man mit MAC FARLANE (1892) von unisexueller Vererbung, beziehungsweise von unisexuellen Kreuzungen reden. Im Falle, dass die Kreuzungsproducte fortpflanzungsfähig sind, können auch aus solchen unisexuellen Kreuzungen constante Bastardrassen entstehen (Veronica andersonii, gewisse Anemonen- und Orchideenbastarde).

Offenbar können sich nun zwei nahe verwandte Formen sowohl durch progressive als auch durch retrogressive und degressive Merkmale oder, wie wir auch sagen können, theilweise durch Art-, theilweise durch Varietätsmerkmale unterscheiden. Dementsprechend werden sie sich auch bei einer Kreuzung in Bezug auf die einzelnen elementaren Eigenschaften verschieden verhalten. So spaltet sich bei der Kreuzung zweier Lichtnelken (Lychnis vespertina und diurna) die Blüthenfarbe nach den MENDEL'schen Gesetzen, während die Breite der Blätter und die Länge der Blüthenstiele, d. h. Eigenschaften, welche wahrscheinlich als die Ergebnisse progressiver Artbildung aufzufassen sind, einer Spaltung nicht unterliegen.

Dies sind die Hauptsätze, zu denen DE VRIES gelangt ist. Was nun zunächst die in seiner Mutationslehre enthaltenen Grundanschauungen, speciell auch die Unterschiede zwischen variativen und mutativen Abänderungen sowie die Bedeutung der Mutationen für die Artbildung anbelangt, so möchte ich, da diese Verhältnisse

Ausnahmen. Nach BATESON u. SAUNDERS (1902, p. 137) dominiren bei Hühnern die pea- and rose-combs über den einfach gezackten Kamm und die Polydactylie über die normale Beschaffenheit der Beine.

unsern Gegenstand nicht direct berühren, auf die Kritik bei Weismann (1902, p. 358) und Plate (1903, p. 173) verweisen. Hier sei nur ein Punkt hervorgehoben, auf welchen wir im Verlauf der folgenden Betrachtungen noch mehrfach zurückzukommen haben, nämlich auf die Frage nach dem eigentlichen Wesen und der gegenseitigen Unabhängigkeit der sogenannten elementaren Arteigenschaften, eine Frage, welche sich ohne Weiteres aufdrängt, wenn wir sehen, wie De Vries bei jeder seiner progressiven Mutationen zu dem Eigenschaftcomplex einer Art jedesmal eine neue elementare Eigenschaft hinzutreten lässt und wie umgekehrt bei den zur Bildung von Varietäten führenden retrogressiven Mutationen jedesmal eine solche Elementareigenschaft aus dem activen in den latenten Zustand übergehen soll. Zweifellos hat De Vries in analytischer Hinsicht einen verdienstvollen Schritt gethan, wenn er in seinem Werke den Versuch machte, der Auffassung des Artcharakters nicht als einer Einheit, sondern als eines zusammengesetzten, aus zahlreichen elementaren Einheiten bestehenden Bildes zur Anerkennung zu verhelfen. Wir werden dem botanischen Forscher auch gern in dem Versuche folgen, das verschiedene Verhalten dieser elementaren Eigenschaften zum Ausgangspunkt zu machen für eine Definition einerseits der verschiedenen Arten von Mutationen, andrerseits der Mendel'schen und der unisexuellen Kreuzungen. Wenn wir aber schliesslich zu dem Schema gelangen, in welchem die unisexuellen Kreuzungen mit den progressiven, die Mendel-Kreuzungen mit den retrogressiven und degressiven Mutationen in Zusammenhang gebracht werden (1903, p. 642; 1903a), so dürfen wir, so bestechend klar und einfach auch dieses Schema erscheinen mag, doch nicht vergessen, dass die wirkliche Kenntniss der Elementareigenschaften doch erst in den Anfängen und viel zu gering ist, um eine sichere Basis für so weittragende Sätze abgeben zu können. Insbesondere scheint mir aber die Aussicht, diese Sätze auch auf zoologischem Gebiete verificiren zu können, vorläufig noch in weiter Ferne zu liegen, da einerseits bekanntlich die Bastardirungsmöglichkeit im Thierreich geringer ist als im Pflanzenreich, und andrerseits, so viel ich sehe, im Thierreich die correlativen Beziehungen zwischen den einzelnen Organen und ihren Charakteren viel häufiger und verwickelter sind als im Pflanzenreich und daher auch die Analyse der einzelnen, von einander unabhängigen Elementareigenschaften wesentlich schwieriger sein wird. Allerdings ist im Werk von De Vries wiederholt von Correlationen die Rede, und ebenso sind Correns (1900a) und

TSCHERMAK (1902a) bei ihren Bastardirungsversuchen auf „gekoppelte" oder „conjugirte" Merkmale gestossen, welche bei den Spaltungsvorgängen stets in dieselben Gameten gelangen und daher wohl auf eine und dieselbe Elementareigenschaft zurückzuführen sind. Im Ganzen scheinen aber, wie gesagt, derartige Beziehungen bei den pflanzlichen Objecten weniger regelmässig zum Vorschein zu kommen, als dies vor Allem bei den höhern Thierformen der Fall ist, bei welchen schon durch das Nerven- und Circulationssystem die verschiedenartigsten Verbindungen hergestellt werden.

2. Capitel.

Die Geschlechtszellenbildung bei normalen und hybriden Formen.

Zeitpunkt der Spaltungs- und Durchmischungsprocesse. Wenn wirklich gewisse Substanzen des Kerngerüstes und der Chromosomen das materielle Substrat der Vererbungserscheinungen bilden und wenn wir demnach den Versuch machen dürfen, die Ergebnisse der Bastardlehre, ins Besondere die gesetzmässigen Spaltungen und Durchmischungen der Charaktere zu thatsächlich beobachteten Vorgängen innerhalb der Geschlechtskerne in in Beziehung zu bringen, so müssen wir in erster Linie die Frage zu beantworten suchen, ob hierfür die ganze Keimbahn oder nur bestimmte Etappen derselben in Betracht kommen.

Meine Untersuchungen an *Diaptomus denticornis* haben nun gezeigt, dass vom Stadium des befruchteten Eies bis zu den Vorphasen der Reifungstheilungen die Autonomie der elterlichen Kernantheile oder Gonomeren fortbesteht, und es konnte gleichzeitig wahrscheinlich gemacht werden, dass dieses Verhalten nicht bloss auf die Copepoden beschränkt ist, sondern eine viel allgemeinere Verbreitung aufweist.[1]) Es können also jene Spaltungen und Durch-

1) Seit dem Erscheinen der betreffenden Arbeit habe ich theils aus eigner Anschauung, theils aus der Literatur noch zahlreiche hierher gehörige Beispiele kennen gelernt. Namentlich bin ich auf die verschiedensten nicht-sexuellen Epithelien gestossen, in welchen das eine Criterium des gonomeren Zustandes — zwei gleich grosse, symmetrisch gelegene Kern-

mischungen der Charaktere unmöglich vor den Prophasen der Reifungstheilungen vor sich gehen, wofern wir uns nicht mit De Vries (s. u.) auf unsichtbare und uncontrollirbare Substanzauswechslungen, sondern, wie oben bemerkt, auf thatsächlich beobachtete Vorgänge beziehen wollen. Vielmehr kommt für unsere Betrachtungen nur der als Reifungsperiode bezeichnete Abschnitt der Keimbahn in Frage, und wir müssen uns daher kurz über die von den verschiedenen Autoren beschriebenen Reifungsmodi orientiren.

Boveri'scher Reductionsmodus. In frühern Zusammenstellungen (1899, p. 165, und früher) habe ich die damals bekannten Beobachtungen über den Verlauf der Reifungstheilungen in der Ovo- und Spermatogenese übersichtlich zu gruppiren versucht und dabei einen Boveri'schen, Weismann'schen und Korschelt'schen Reductionsmodus unterschieden. Beim erstgenannten findet die Reduction der Chromosomenzahl auf eine unaufgeklärte Weise bereits in den Prophasen des ersten Theilungsschrittes statt, es macht sich dann noch vor der ersten Theilung eine zweimalige Längsspaltung der Chromosomen bemerklich, und beide Reifungstheilungen erweisen sich demgemäss, da für jede ein Längsspaltungsprocess zur Verfügung steht, als Aequationstheilungen. Bei den beiden andern Modis erscheinen die Chromosomen in den Prophasen der ersten Theilung in der nicht reducirten oder sogenannten Normalzahl, und die Herabsetzung dieser Zahl auf die Hälfte findet mittels einer Reductionstheilung statt. Beim Weismann'schen Modus ist es der zweite, beim Korschelt'schen der erste Theilungsprocess, durch welchen die vorhandenen Chromosomen zu gleichen Theilen auf die betreffenden Tochterzellen vertheilt werden, ohne vorher eine entsprechende Verdopplung ihrer Zahl durch Längsspaltung erfahren zu haben.

Diese drei Kategorien sind neuerdings (1903, p. 572) auch von Korschelt u. Heider angenommen und mit Bezeichnungen versehen worden, die sich vielleicht in der Folge als ganz praktisch erweisen werden. Der Boveri'sche Reifungsmodus wird als „eumitotische Reifungstheilung" bezeichnet, „weil er dem Begriff der Mitosen am meisten entspricht", die beiden andern werden unter dem Namen „pseudomitotische Reifungstheilung" zusammengefasst. Dabei wird der Weismann'sche Modus zweckmässig als „Postreductionstheilung", der Korschelt'sche als „Präreductionstheilung" unterschieden.

---

körper in den neu gebildeten Tochterkernen — in schönster Weise hervortritt.

Wenn freilich die beiden Autoren mit der Bemerkung, dass der BOVERI'sche Modus dem Begriff der Mitosen am meisten entspricht, sagen wollen, dass die Abweichungen dieses Modus vom gewöhnlichen Kerntheilungsverlauf geringere, leichter begreifliche seien als beispielsweise diejenigen des WEISMANN'schen Modus, so stimme ich in diesem Punkte nicht mit ihnen überein.

Offenbar können die auf einander folgenden Kerntheilungsprocesse mit einer zusammengesetzten Wellenbewegung verglichen werden, wobei die einzelnen Phasen der erstern den Zacken der Wellencurve oder den Obertönen entsprechen. Man kann sich nun zweifellos leicht vorstellen, dass bei einer Wellenbewegung das Bild der einzelnen, auf einander folgenden Perioden allmählich ein einfacheres wird, dass, z. B. bei akustischen oder Telephonwellen, die die Obertöne darstellenden Zacken der Curve in den auf einander folgenden Wellen allmählich zurück treten und undeutlicher werden, dagegen ist es physikalisch vollkommen undenkbar, dass die einzelnen Wellen in einander hinein verschoben werden und sich gegenseitig übergreifen. Wenn nun auch selbstverständlich die beiden Vorgänge nur ganz allgemein mit einander verglichen werden können und keine nähern Beziehungen zu einander zeigen, so möchte ich doch glauben, dass auch auf dem Gebiete der Kerntheilungen *die Unterdrückung einzelner Phasen* des zweiten Theilungsschrittes, z. B. der Längsspaltung, eine viel geringere Vergewaltigung des typischen Verlaufes bedeutet als die *Anticipation* der zur zweiten Theilung gehörigen Längsspaltung und ihre *Vorverlegung* in die Prophase der ersten. Man könnte allerdings, um für die Zusammenziehung der beiden Längsspaltungsprocesse ein Analogon aufzustellen, daran erinnern, dass z. B. bei der Sporenbildung mancher Lebermoose die Sporenmutterzelle statt zweier auf einander folgender Theilungen einen simultanen Viertheilungsprocess eingeht, aber, genau besehen, handelt es sich hier doch wohl nicht um eine Ineinanderschiebung, sondern nur um eine aufs Aeusserste durchgeführte Zusammendrängung zweier Processe. Die doppelte Längsspaltung steht also ohne Analogon da, und wenn damit auch keineswegs bestimmten und unzweideutigen Beobachtungen entgegen getreten werden soll, so schien es mir doch am Platze zu sein, zu zeigen, dass sich der WEISMANN'sche Modus ungezwungener den normalen Verhältnissen anreihen lässt als der BOVERI'sche.

Um nun die Stellung zu rechtfertigen, welche in der vorliegenden Schrift gegenüber dem BOVERI'schen Modus eingenommen werden

wird, müssen gleich hier zwei weitere Punkte hervorgehoben werden.

Es wird wohl Niemand mehr ableugnen wollen, dass die Zahl der Thatsachen, welche als Stütze für die sogenannte Individualitätshypothese betrachtet werden können, eine immer grössere wird. Ich selbst habe (1902) durch den Nachweis der Fortdauer des gonomeren Kernzustandes bei *Diaptomus denticornis* einen indirecten und durch Feststellung des Verlaufes der Reifungstheilungen bei *Cyclops brevicornis* einen directen Beweis für die Richtigkeit dieser Hypothese erbringen können. Als besonders erfreulicher Umstand im Sinne einer zunehmenden Uebereinstimmung und Klärung wird man es aber betrachten dürfen, dass sich ganz neuerdings sogar aus dem Kreise der Carnoy'schen Schule, welche sich bisher besonders hartnäckig gegen die Anerkennung dieser Hypothese gesträubt hat, Stimmen erhoben haben, welche der Autonomie der Chromosomen ein Wort reden (Grégoire u. Wygaerts, 1903, p. 56).

Genau dasselbe, was die Individualitätshypothese verlangt, bildet aber auch die Voraussetzung für alle Versuche, die Ergebnisse der Bastardlehre zu den kerngeschichtlichen Thatsachen in Beziehung zu bringen, nämlich die Existenz morphologischer Individualitäten, welche niedrigerer Ordnung sind als die Kerne selber und an welchen auf mikroskopischem Wege mit Sicherheit Spaltungs-, Paarungs- und Durchmengungsvorgänge festgestellt werden können. Alle Beobachtungen, welche sich vorläufig nicht mit der Individualitätshypothese vereinigen lassen, in welchen also die Individualität oder der autonome Charakter der elementaren Chromatin-Einheiten nicht in unzweideutiger Weise zum Vorschein kommt, stehen daher auch vorläufig jenen Versuchen im Wege, und da der Boveri'sche Modus höchstens unter der Hülfsannahme, dass die Hälfte der Chromosomen auf unaufgeklärte Weise verloren geht, mit der Individualitätshypothese vereinbar ist, so werden wir von vorn herein darauf verzichten müssen, die betreffenden Beobachtungen der Bastardlehre dienstbar zu machen.

Noch aus andern Gründen, und damit kommen wir zu unserm zweiten Punkte, empfiehlt es sich, gegenüber dem Boveri'schen Modus vorläufig eine abwartende Stellung einzunehmen. Durch die weiter unten genauer zu besprechenden Untersuchungen von Montgomery (1901, 1903) und Sutton (1903) ist die Möglichkeit näher gerückt worden, dass die viertheiligen Chromosomen, welche dem

Boveri'schen Reductionsmodus zu Folge durch zweimalige Längsspaltung je eines einzelnen Chromatinelementes ihren Ursprung nehmen würden, auf ganz andere Weise, nämlich durch Conjugation zweier einmal längsgespaltener Elemente entstehen. Danach würden also derartige viertheilige Gebilde, wie schon 1892 von mir und Vom Rath für die „Vierergruppen" angegeben wurde, bivalente, einmal gespaltene Elemente von der Formel $\begin{matrix} a \\ a \end{matrix} + \begin{matrix} b \\ b \end{matrix} \left(= \begin{matrix} ab \\ ab \end{matrix}\right)$ sein, wenn auch freilich Montgomery und Sutton nicht, wie Vom Rath und ich, ein ursprüngliches Vereinigtbleiben, sondern eine nachträgliche Aneinanderlegung zweier Chromosomen annehmen. Durch die Aufstellung einer neuen Hypothese betreffend die Entstehungsweise der viertheiligen Chromosomen dürfte aber jedenfalls die Discussion über die Valenz der viertheiligen Elemente oder Vierergruppen aufs Neue angefacht werden, und wir müssen es demnach noch dahingestellt sein lassen, wie sich weiterhin die Anschauungen über den Boveri-schen Modus gestalten werden.

Nach dem Bisherigen werden wir uns also bei unsern Untersuchungen auf den Weismann'schen und Korschelt'schen Reductionsmodus zu beschränken haben, und zwar sollen bei ersterm zwei besondere Typen oder Abarten unterschieden werden, welche als *Cyclops*- und *Brachystola*-Typus zu bezeichnen sind. Der *Cyclops*-Typus unterscheidet sich von dem reinen Weismann'schen Schema durch die vor der zweiten Theilung erfolgende Paarung der grosselterlichen Elemente, der *Brachystola*-Typus durch die ungleiche Grösse der Chromosomen.

Unter Hervorhebung dieses bisher noch nicht berücksichtigten Unterschiedes sollen zunächst die drei in Betracht kommenden Typen übersichtlich zusammengestellt werden. Es werden dabei gleichzeitig die Ergebnisse Erwähnung finden, zu welchen die betreffenden Autoren — zunächst ohne Bezugnahme auf die Erfahrungen der Bastardforschung — hinsichtlich des gegenseitigen Verhaltens der väterlichen und mütterlichen Erbmassen während der Reifungsperiode gelangt sind.

Aus rein praktischen Gründen, hauptsächlich weil gewisse an den Korschelt'schen Modus sich anknüpfende Schlussfolgerungen, historisch betrachtet, den gleichsinnigen Erörterungen des *Brachystola*-Typus voranzustellen sind, soll mit dem erstern begonnen werden.

1. Korschelt'scher Modus (Präreductionstheilung).

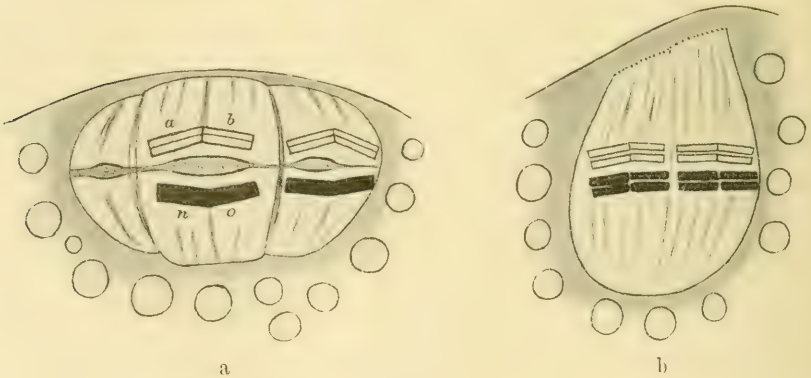
Bekanntlich ist Korschelt bei der Untersuchung der Ovogenese

eines Annelids (*Ophryotrocha*) zu dem Schluss gekommen, dass die erste Reifungstheilung eine Reductions-, die zweite eine Aequationstheilung ist, und zu dem nämlichen Ergebnisse ist u. A. Montgomery (1900, 1901) bezüglich der Spermatogenese von *Peripatus* und verschiedenen Hemipteren, namentlich von *Pentatoma* (*Euchistus*), gelangt. Von den werthvollen theoretischen Betrachtungen, welche der letztgenannte Forscher in seiner, die Spermatogenese der Hemipteren behandelnden Monographie (1901) an die thatsächlichen Befunde anknüpft, sollen hier kurz diejenigen erwähnt werden, welche sich auf das gegenseitige Verhalten der väterlichen und mütterlichen Kernantheile beziehen.

Montgomery hatte bei seinem Objecte gefunden, dass an Stelle der univalenten Chromosomen, welche sich in den Spermatogonien vorfinden, in den Spermatocyten 1. Ordnung bivalente Chromosomen in der halben Anzahl auftreten, und er glaubt, in theilweiser Uebereinstimmung mit frühern Angaben von Henking, behaupten zu können, dass in der vielbesprochenen, durch die Zusammendrängung der Chromosomen gekennzeichneten „Synapsis"-Phase, die bivalenten Chromosomen durch Conjugation je zweier univalenter ihre Entstehung nehmen. Er hält es ferner für sehr wahrscheinlich, dass es sich dabei um die Vereinigung je eines väterlichen und eines mütterlichen Chromosoms handle. Eine Continuität der väterlichen und mütterlichen Kernantheile vom befruchteten Ei bis zu den Spermatocyten, beziehungsweise Oocyten 1. Ordnung war allerdings damals noch nicht nachgewiesen worden, und so war der directe Nachweis einer derartigen Vereinigung nicht möglich. Montgomery stützt denn auch seine Hypothese vorzugsweise auf das Verhalten gewisser specialisirter, durch ihre Grösse gekennzeichneter Chromosomen, welche sich während der Spermatogenese von Theilungsschritt zu Theilungsschritt continuirlich durch verfolgen liessen. Bei einer Anzahl von Hemipteren liessen sich nämlich in den Kernen der Spermatogonien zwei besonders grosse Chromosomen nachweisen, welche sich in der Synapsis zu einem bivalenten Element (ab) verbinden. Wie die übrigen bivalent gewordenen Elemente, so wird auch dieses durch seine Grösse gekennzeichnete Doppelelement bei der ersten oder Reductionstheilung in seine Einzelchromosomen zerlegt, so dass jede Tochterzelle nur mehr ein einziges „grosses" Chromosom erhält. Durch den zweiten mit Längsspaltung verbundenen Theilungsschritt wird natürlich in diesem Verhältniss nichts geändert, und so führen denn die vier Spermatiden nicht zwei, sondern nur ein Element von der grossen Sorte. Wenn

nun in der folgenden Generation zu Beginn der Spermatogenese wieder zwei grosse Chromosomen zum Vorschein kommen sollen, so muss offenbar ein zweites durch den Eikern geliefert werden. Daraus ergiebt sich ohne Weiteres, dass, wenn dann in den Keimzellen der neuen Generation während der Synapsisphase aufs Neue eine Paarung von zwei grossen Chromosomen erfolgt, eines derselben väterlichen, das andere mütterlichen Ursprungs sein muss, und der gleiche Schluss lässt sich vermuthlich auch auf die übrigen bivalenten Chromosomen ausdehnen.

So weit die Schlussfolgerungen MONTGOMERY's, gegen deren logische Berechtigung, wofern die thatsächlichen Beobachtungen auf sicherer Grundlage stehen, nicht wohl etwas einzuwenden ist, ebenso wenig wie gegen die Anschauung, dass die Conjugation der Chromosomen den Endprocess (final step) der Conjugation der Keimzellen darstellen.[1]) Dagegen wird die von MONTGOMERY vertretene An-



a b

Fig. C.

Reifungstheilung bei *Cyclops brevicornis*.

a Secundäres Keimbläschen. b Erste Richtungsspindel.

schauung, dass die schliessliche Paarung der Chromosomen die Verjüngung (rejuvenation) derselben zum Zwecke habe (1901, p. 223), sich heut zu Tage kaum mehr ungetheilter Zustimmung erfreuen, nachdem die Grundlagen der Verjüngungstheorie von verschiedenen Seiten mit so triftigen Gründen angefochten worden sind. Auch gegen die Ansicht des amerikanischen Forschers, dass der Effect dieser Ver-

1) Vgl. HÄCKER, 1902, p. 84 [380].

jüngung in dem starken Wachsthum der Spermatocyten und Oocyten zum Vorschein komme, lassen sich ohne Weiteres gewichtige Bedenken erheben. Sehen wir doch, dass auch an andern Stellen des generativen Zellencyklus — ich erinnere an die Urgeschlechtszellen

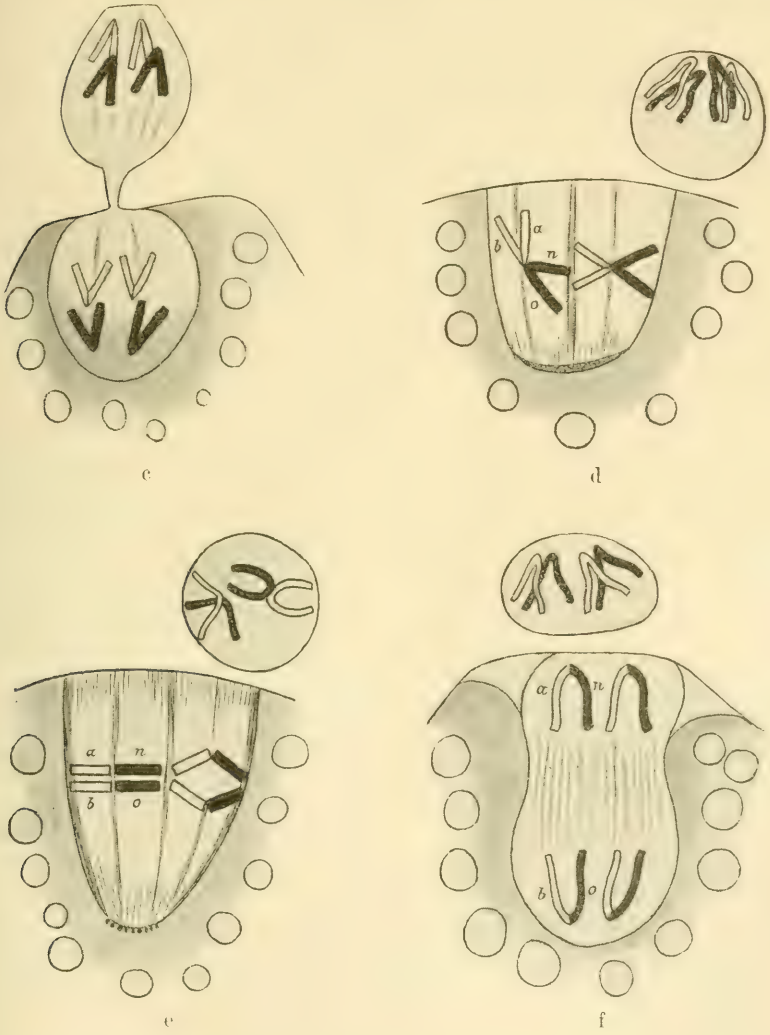


Fig. C.

Reifungstheilung bei *Cyclops brevicornis*.

c Bildung des 1. Richtungskörpers. d Symmixis. e Zweite Richtungsspindel. f Bildung des 2. Richtungskörpers.

von *Cyclops* und an die erste Spermatogoniengeneration bei *Salamandra* — die Zellen, beziehungsweise ihre Kerne ganz beträchtliche Vergrösserungen erfahren, ohne dass der Grund hierfür in einer vorausgegangenen Verjüngung gefunden werden kann.

2. WEISMANN'scher Modus (Postreductionstheilung).

2.a) *Cyclops*-Typus. Bei *Cyclops brevicornis* stellt sich, wie ich in meiner letzten Arbeit (1902) in Ergänzung der frühern Darstellung (1896) gezeigt habe, das „secundäre Keimbläschen" derart in der Eiperipherie ein, dass die Scheidewand zwischen seinen beiden, zweifellos den Gonomeren[1]) entsprechenden Theilkernen parallel zu dieser zu liegen kommt (Fig. C a). Jedes Gonomer enthält 6 längs gespaltene, quer gekerbte Elemente, welche demnach offenbar als Vierergruppen $\left(\begin{smallmatrix} a & b \\ a & b \end{smallmatrix}\right)^2$) angesehen werden dürfen. Je eine Vierergruppe des einen Gonomers ist einer solchen im andern Gonomer gelegenen genau opponirt. (1. Hauptphase: Gegenüberstellung der Vierergruppen.)

Vor Bildung des 1. Richtungskörpers löst sich die Scheidewand zwischen den beiden Gonomeren auf, das secundäre Keimbläschen verlängert sich in der Richtung des Eiradius und nimmt die Beschaffenheit einer nuss- oder helmförmigen, dicht gestreiften Spindelanlage an (Fig. C b). Von jedem Chromatinelement geht je eine Spalthälfte nach dem einen, die andere nach dem andern Pol (Fig. C c). Dass nicht etwa die längs gespaltenen Elemente als solche nach den Polen aus einander weichen, geht mit Sicherheit aus Dyasterquerschnitten hervor, welche im Richtungskörper und Eikern aufs Deutlichste je zwölf einfache Schleifen erkennen lassen.

In etwas ältern Phasen legen sich die an die Pole tretenden Schleifen paarweise zusammen, und zwar so, dass von zwei im secundären Keimbläschen einander opponirten Vierergruppen $\begin{smallmatrix} a & b \\ a & b \end{smallmatrix}$ und $\begin{smallmatrix} n & o \\ n & o \end{smallmatrix}$ sich die (bivalenten) Spalthälften a b und n o paaren (Fig. C d). Es entstehen H- oder Xförmige Figuren, welche demnach je aus einem väterlichen und einem mütterlichen (bivalenten) Chromosom

1) Unter Gonomeren verstehe ich die väterliche und mütterliche Kernhälfte (1902, p. 312 [16]).

2) Wie unten gezeigt werden soll, giebt es offenbar zwei verschiedene Formen von Vierergruppen.

zusammengesetzt sind (2. Hauptphase: Dicentrische Wanderung und Paarung der Spalthälften).

Zwischen der ersten und zweiten Theilung brechen die bivalenten Paarlinge in der Mitte durch (Fig. Ce links), und je ein Einzelchromosom des einen derselben (z. B. a) tritt mit der auf der nämlichen Seite der Aequatorebene gelegenen Hälfte (z. B. n) des andern Paarlings in Conjugation. Die Gruppen $\begin{matrix} a & n \\ b & o \end{matrix}$ ordnen sich also in die Gruppen $\begin{matrix} a & n \\ b & o \end{matrix}$ um, d. h. es werden neue bivalente Elemente an, bo u. s. w. gebildet, welche je aus einem väterlichen und einem mütterlichen Einzelchromosom bestehen (3. Hauptphase: Umordnung der Einzelchromosomen).

Bei der zweiten Theilung treten diese neugeformten bivalenten Elemente aus einander, wobei die von andern Objecten her bekannten Doppel-V gebildet werden (Fig. Ce rechts, Fig. Cf):

$$\begin{matrix} a & n \\ b & o \end{matrix}$$

Demnach erhält schliesslich der Eikern 6 bivalente Elemente, welche je aus einer väterlichen und einer mütterlichen oder, da die reife Eizelle bereits eine neue Generation repräsentirt, aus einer grossväterlichen und grossmütterlichen Hälfte besteht (4. Hauptphase: Dicentrische Wanderung der neuformirten Elemente).

2. a) *Brachystola*-Typus. Sutton (1900, 1902, 1903) fand in der Spermatogenese eines Acridiers, *Brachystola magna*, constante Grössenunterschiede zwischen den Chromosomen in ähnlicher Weise, wie dies von Montgomery für verschiedene Hemipteren beschrieben worden ist. In den Spermatogonien und Spermatocyten 1. Ordnung wurden 16 grössere und 6 kleinere Chromatinelemente beobachtet und ausserdem das sogenannte „accessorische Chromosom", welches auch von McClung (1899—1902) bei verschiedenen Locustiden und Acridiiden beobachtet worden war und durch verschiedene morphologische Besonderheiten ausgezeichnet ist. Letzteres geht, um dies gleich hier vorauszuschicken, bei der ersten Theilung ungetheilt in die eine Tochterzelle über und zerlegt sich erst bei der 2. Theilung durch Längsspaltung: danach erhält also die Hälfte der Spermatiden ein accessorisches Element, die andere Hälfte keines. Die übrigen Chromosomen legen sich in den Prophasen der 1. Theilung paar-

weise an einander, in der Weise, dass stets zwei gleich grosse Elemente mit einander vereinigt werden, und erfahren gleichzeitig eine Längsspaltung. Bei der 1. Theilung zerlegen sich diese bivalenten, längs gespaltenen, in ihrem Bau den Vierergruppen der Copepoden entsprechenden Elemente in ihre Spalthälften, bei der 2. in ihre Einzelchromosomen: Die 1. Theilung stellt also eine Aequations-, die 2. eine Reductionstheilung dar.

Auch innerhalb der beiden Hauptgruppen von Chromosomen sind Grössenabstufungen zwischen den Elementen vorhanden, und SUTTON hält diese graduellen Unterschiede für so constant, dass er glaubt, die einzelnen Chromosomen als morphologisch distincte Individuen durch die ganze Folge der spermatogenetischen Theilungen continuirlich hindurch verfolgen zu können.

Nach dem Obigen sind die einzelnen Grössenstufen der Chromosomen in den Spermatogonien und Spermatocyten 1. Ordnung paarweise, in den Spermatiden selber dagegen in Folge der Reductionstheilung nur noch einzeln vorhanden. Auch während der Ovogenese bilden sie, so weit SUTTON bisher feststellen konnte, eine Doppelreihe, und entsprechend ist anzunehmen, dass auch in den reifen Eizellen nur noch eine einfache Reihe vorhanden ist. Durch die Befruchtung werden dann offenbar wieder je zwei einfache Reihen zu einer Doppelreihe verbunden, und wenn dann in den Prophasen der 1. Theilung je zwei gleich grosse Chromosomen mit einander vereinigt werden, so kann es sich, wie SUTTON in Uebereinstimmung mit MONTGOMERY (1901) schliesst, nur um die Paarung je eines väterlichen und eines mütterlichen Chromosomas handeln.

Einen Ueberblick über diese Verhältnisse gewährt die Verticalreihe IV auf Taf. 12. Man sieht in der 2. Horizontalreihe eine Zygote mit zwei sich entsprechenden Reihen von je zwei ungleichen Elementen, die 3. Reihe zeigt die Paarung der Elemente, und in den folgenden Reihen ist, unter Berücksichtigung der später zu besprechenden Complicationen, der weitere Verlauf der Reifungstheilungen dargestellt.

Noch ein Punkt ist zu erwähnen. Da nur in der Spermatogenese ein accessorisches Element gefunden wurde, während in der Ovogenese ein solches zu fehlen scheint, so schliesst sich SUTTON der Auffassung MCCLUNG's (1902) an, wonach dieses accessorische Element das Geschlecht der Nachkommenschaft bestimme. Je nachdem nämlich die Befruchtung einer Eizelle durch eine Samenzelle mit einem acces-

sorischen Element oder ohne ein solches erfolgt, wird der junge Keim in seiner Chromosomengruppe dieses überzählige Gebilde enthalten oder eines solchen entbehren und je nachdem den männlichen oder den weiblichen Charakter aufweisen.

Beziehungen zwischen den verschiedenen Typen. Bei einem Rückblick auf die drei besprochenen Typen wird man wohl den Eindruck gewinnen, dass das Reductionsproblem durch das Hereinziehen der Frage nach dem gegenseitigen Verhalten der elterlichen Kernantheile wieder eine neue Seite erhalten hat und dass die Untersuchungen über die Reifungserscheinungen nunmehr thatsächlich im Begriff sind, sich in der von Weismann längst vorausgeahnten Richtung in den Dienst der Vererbungslehre zu stellen. Da von mir und von den amerikanischen Forschern in ganz unabhängiger Weise und von ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus dieser Weg betreten worden ist, so weichen schon deshalb unsere Ergebnisse und Schlussfolgerungen in verschiedenen Punkten von einander ab, und es dürfte daher zunächst am Platze sein, mit einigen Worten nochmals auf diese Differenzen zurückzukommen.

Man kann dabei die doppelte Frage erheben, ob vielleicht die vorhandenen Unterschiede nur auf einer verschiedenen Deutung der Befunde beruhen oder ob thatsächliche Differenzen vorliegen, die dann vielleicht zu einer weitern Abänderung der Fragestellung zu führen geeignet sind.

Dass nur wenige Beobachtungsreihen auf unserm Gebiete ganz unzweideutig sind, ist eine mit der grossen Verschiedenwerthigkeit des Materials und mit der Complicirtheit der in Betracht kommenden Vorgänge zusammenhängende Thatsache, und man wird daher auch keinem Bearbeiter dieser Dinge den Vorwurf einer übertriebenen Zweifelsucht machen, wenn er es unternimmt, die Deutung, welche dieser oder jener Phase bei einem ihm selbst nicht vorliegenden Objecte gegeben wurde, in Frage zu ziehen. Bereits in meiner frühern Arbeit (1902, p. 347 [51]) habe ich auf die grosse Aehnlichkeit hingewiesen, welche die bei *Cyclops* auftretenden H- und X-förmigen Figuren, welche durch die Paarung der elterlichen Chromosomen zu Stande kommen, mit den bei manchen andern Objecten (Seeplanarien, Tritonen, Liliaceen) an der gleichen Stelle der Reifungs-

periode beobachteten Xförmigen Elementen zeigen.[1]) Man kann sich schwer vorstellen, dass diese weitgehende morphologische und

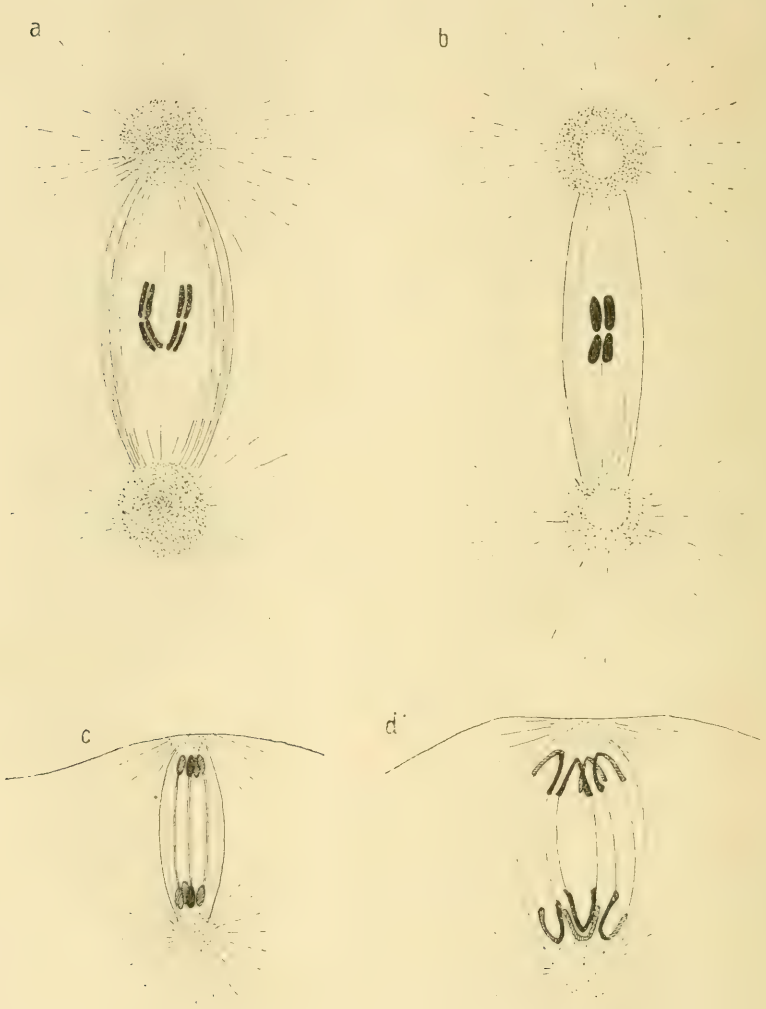


Fig. D.
Bildung des 1. Richtungskörpers bei *Ophryotrocha* nach KORSCHELT.

1) Solche Xförmige Elemente finden sich auch, wie ich einer eben

zeitliche Uebereinstimmung rein zufälliger Natur ist, und ich möchte die Vermuthung nicht unausgesprochen lassen, dass wenigstens in einigen dieser Fälle eine erneute Untersuchung zur Feststellung einer Chromosomenpaarung führen werde.

Etwas ausführlicher möchte ich eines andern Fundes gedenken, dessen Eindeutigkeit bisher, so viel ich weiss, noch nicht in Frage gezogen worden ist, nämlich der Beobachtungen Korschelt's über die Eireifung von *Ophryotrocha* (Fig. D). Ich möchte unter Hinweis auf die Verhältnisse bei *Cyclops brevicornis* zeigen, dass von einer gewissen Phase an neben der von Korschelt gegebenen Deutung sehr wohl eine zweite zulässig ist. Die dem ersten Theilungsschritt unmittelbar vorangehenden Phasen stimmen in ganz auffälliger Weise mit den entsprechenden Phasen bei *Cyclops* überein: Die anfänglich centrale Lage der 1. Richtungsspindel („provisorische Theilungsfigur" bei *Cyclops*), das Auftreten der Chromosomen in Gestalt von Doppelstäbchen (Fig. Da), das vorübergehende Undeutlichwerden der Längsspaltung (Fig. Db), die Anordnung der Doppelstäbchen in zwei Ebenen (Fig. Da), ihre paarweise Orientirung symmetrisch zur Aequatorebene (Fig. Db), das Aufrücken der Theilungsfigur zur Eiperipherie, die Verkürzung der Spindel und ihr Uebergang zur Tonnenform, alle diese einzelnen Punkte lassen eine überraschende Uebereinstimmung zwischen *Cyclops* und *Ophryotrocha* erkennen. Nur in der Chromosomenzahl besteht ein Unterschied, und ferner darin, dass die Elemente bei ihrem Aufmarsch in zwei Ebenen bei *Cyclops* (Fig. Ca) parallel zum Aequator, bei *Ophryotrocha* (Fig. Da) parallel zur Spindelaxe zu liegen kommen. Auch noch während des Dyasterstadiums der ersten Theilung besteht, was das thatsächliche Verhalten betrifft, eine offenbare Uebereinstimmung: sowohl bei *Cyclops* (Fig. Cc) als bei *Ophryotrocha* (Fig. Dc—d) treten eben so viele einfache Elemente an die Pole, wie Doppelstäbchen vorhanden waren, nämlich bei *Cyclops* je 12 Schleifen, bei *Ophryotrocha* je 4 unter einander gleichartige körnchen- oder schleifenförmige Elemente. Gerade bezüglich dieser Phase geht nun aber meine und Korschelt's Deutung wesentlich aus einander: Da bei *Cyclops* die 12 Schleifen jeder Gruppe auf den allein maassgebenden Dyaster-Querschnitten zunächst vollkommen gleichmässig vertheilt sind (vgl. 1902, tab. 3, fig. 35), da also hier unzweideutig

---

erschienenen Publication von Vejdovský u. Mrázek (1903) entnehme, in ganz besonders schöner Weise bei *Rhynchelmis*.

12 einfache und nicht etwa 6 längsgespaltene Elemente an jeden der beiden Pole wandern, so kam ich zu der Ueberzeugung, dass von jedem der 12 längsgespaltenen, symmetrisch zur Aequatorebene vertheilten Elemente (Fig. Ca) je eine Spalthälfte an jeden der Pole tritt, dass also die erste Theilung eine Aequationstheilung darstellt. Schon der Umstand, dass bei *Cyclops* die Anordnung der Elemente in zwei Ebenen sicher nicht die metakinetische Phase selbst, d. h. den Beginn der dicentrischen Wanderung bedeutet, sondern in dem gonomeren Zustand des Keimbläschens begründet ist, musste zu einer gewissen Vorsicht mahnen hinsichtlich der Frage, in welcher Weise die Vertheilung der Elemente im ersten mitotischen Acte erfolgt. Bei dem KORSCHELT'schen Objecte lag nun freilich keine Veranlassung vor, die bisherige Auffassung in Frage zu ziehen, wonach die bei den ersten Richtungsspindeln so vielfach beobachtete und offenbar sehr lange währende zweireihige Anordnung der Elemente („Bereitschaftsstellung der ersten Richtungsspindel") eine Phase der metakinetischen Bewegung darstelle, und so kam denn KORSCHELT zu der Ansicht, dass die Doppelstäbchen als solche an die Pole treten und die erste Theilung eine Reductionstheilung sei. Indessen muss gesagt werden, dass einige seiner Bilder (1895, tab. 31, fig. 128 bis 133) der entgegengesetzten Ansicht mindestens ebenso günstig sein dürften. Ich verweise speciell auf die in Textfig. Dd wiedergegebene fig. 129, in welcher an jedem Pole vier einfache, gleich weit von einander liegende Schleifen, dagegen nicht, wie nach KORSCHELT's Auffassung zu erwarten wäre, zwei Paare von Chromosomen wahrzunehmen sind. Derartige Bilder scheinen mir den Schluss zuzulassen, dass auch bei *Ophryotrocha* von jedem der vier Doppelstäbchen je eine Spalthälfte an die Pole gelangt, dass also auch hier die erste Theilung eine Aequationstheilung ist.

Welche von beiden Auslegungen hat nun Recht? Werden wir jeweils mit den jetzigen histologischen Methoden eine endgiltige Entscheidung in solchen Fragen herbeiführen können? Oder wäre es vielleicht einmal möglich, auf ganz anderm Wege, durch endgiltige Feststellung des Zusammenhangs der Vererbungserscheinungen mit den Veränderungen der elementaren Kernbestandtheile und durch Berücksichtigung der sich daraus ergebenden Postulate, einer weitern Klärung der morphologischen Verhältnisse den Weg zu bahnen? Ich werde im 3. Capitel Gelegenheit haben, nochmals auf diese Verhältnisse zurückzukommen, und möchte nunmehr kurz zwei Punkte berühren, be-

züglich welcher meine Angaben und die der amerikanischen Forscher thatsächlich aus einander gehen.

Es sei zunächst mit einigen Worten der verschiedenen Entstehungsweise der „Vierergruppen" gedacht. Vom Rath und ich haben seit dem Jahre 1892 diesen Ausdruck für solche viertheilige Chromosomengruppen angewandt, welche durch einmalige Längsspaltung und Unterdrückung eines Quertheilungsprocesses, also auf Grund einer scheinbaren Reduction oder (Rückert) Pseudoreduction[1]), zu Stande kommen und demnach der Formel $\begin{matrix} a\,b \\ a\,b \end{matrix}$ entsprechen. Vierergruppen in diesem Sinne stellen sicher die längs gespaltenen, quer gekerbten Elemente bei *Cyclops brevicornis* und *Canthocamptus* dar, und es würde sich vielleicht empfehlen, für derartige viertheilige Chromosomen die genauere Bezeichnung primäre Vierergruppen oder Prototetraden anzuwenden, weil die Chromatinelemente gleich bei ihrem Erscheinen diese Zusammensetzung zeigen. Im Gegensatz dazu geben Montgomery, Sutton u. a. für verschiedene Formen eine Entstehung von viertheiligen Elementen durch nachträgliche Aneinanderlegung je zweier längs gespaltener Chromosomen, also durch Conjugation, an: es entstehen, wie wir sagen wollen, secundäre Vierergruppen oder Deutotetraden.[2])

Diese verschiedene Entstehung der Vierergruppen stellt den ersten Unterschied zwischen unsern Beobachtungen dar. Ich möchte indessen gleich hier hinzufügen, dass wir vielleicht in der paarweisen Gegenüberstellung der primären Vierergruppen bei *Cyclops* (Fig. C a) einen Versuch sehen dürfen, sich gleichfalls zu secundären Vierergruppen nachträglich zusammen zu legen.

1) Ganz missverstanden wird der Begriff der „Pseudoreduction" von Seiten Montgomery's, wenn er sagt (1901, p. 199 u. 224): „one of the maturation divisions is a reduction divison (pseudoreduction, Rückert, 1894) in that it accomplishes a separation of entire univalent chromosomes from one another."

2) Nach Montgomery's *Peripatus*-Arbeit (1900, p. 347) würde allerdings ein continuirliches Linin-Spirem in allen Stadien von den Prophasen der letzten Spermatogonien-Theilung, durch die Synapsis und das Ruhestadium der Spermatocyten hindurch, bis zum Monaster der ersten Reifungstheilung fortbestehen. Wenn nun nach Montgomery in der Synapsis durch Contraction der verbindenden Lininfasern eine Vereinigung je zweier univalenter Elemente erfolgt, so ist nach meiner Ansicht dieser Modus der Vierergruppenbildung nicht principiell verschieden von dem von Vom Rath, mir und Rückert beschriebenen.

Ein zweiter Unterschied besteht in Folgendem. Montgomery und Sutton sind bezüglich ihrer Objecte zu dem Ergebniss gelangt, dass hier bereits in den Prophasen der ersten Theilung die paarweise Conjugation zwischen väterlichen und mütterlichen Elementen stattfindet, während bei *Cyclops brevicornis* erst bei der zweiten Theilung die mit Auswechslung der Einzelchromosomen verbundene Paarung der elterlichen Chromosomen vor sich geht.

Obwohl es sich nun hier um Dinge handelt, deren Kenntniss sich gewissermaassen noch im ersten Stadium befindet, so möchte ich mir doch erlauben, auch die eben besprochenen Verhältnisse durch Einführung neuer Bezeichnungen begrifflich festzulegen. Für die von einer Reihe von Autoren in den Prophasen der ersten Theilung beobachtete Chromosomenpaarung möchte ich den Ausdruck Syndesis (σύνδεσις, Zusammenkoppelung), für die bei der zweiten Theilung erfolgende, mit Auswechslung der Einzelchromosomen verbundene innige Vereinigung die Bezeichnung Symmixis (σύμμιξις, Paarung) vorschlagen. Im erstern Falle könnten dann die Paarlinge als Syndeten (σύνδετος, zusammengekoppelt) bezeichnet werden, für den zweiten Fall wird sich wohl bei fortschreitenden Kenntnissen die Einführung eines besondern Ausdrucks für die neucombinirten Elemente als praktisch erweisen.

Unter den Begriff der Syndesis würden nach unsern bisherigen Kenntnissen möglicher Weise die Chromosomen-Paarungen fallen, welche Henking (1891) bei *Pyrrhocoris*, Korschelt (1895) bei *Ophryotrocha*, Calkins (1895) bei *Lumbricus*, Montgomery (1900, 1901) bei *Peripatus* und bei Hemipteren, Prowazek (1901) bei *Helix*, Sutton (1902) bei *Brachystola* beschrieben hat.

Auf eine Symmixis dagegen würden vielleicht ausser den Befunden bei *Cyclops brevicornis* die oben erwähnten Fälle hinweisen, in welchen Xförmige Chromatin-Elemente zwischen der ersten und zweiten Theilung beobachtet wurden (Seeplanarien, *Rhynchelmis*, Tritonen, Liliaceen).

Wir können hieran die Frage knüpfen, welche Bedeutung überhaupt bei *Cyclops* und andern Formen die Unterdrückung der Quertheilung, also das Auftreten „bivalenter" (quergekerbter) Chromosomen besitzt? In der Symmixis findet, wie wir sahen, eine Auswechslung der Einzelchromosomen zwischen den bivalenten väterlichen und mütterlichen Chromosomen statt. Demgemäss setzen sich die sechs Chromosomen des Eikerns aus je einer väterlichen und einer mütterlichen Hälfte oder, besser, da es sich hier um den Beginn einer neuen

Generation handelt, aus je einer grossväterlichen und einer grossmütterlichen Hälfte zusammen. Wenn wir dann bei *Cyclops* während der Furchungstheilungen wieder quergekerbten oder bivalenten Elementen begegnen, so bedeutet dies nichts anderes, als dass hier immer noch die Zusammensetzung der Chromosomen aus einer grossväterlichen und einer grossmütterlichen Hälfte hervor tritt, und die gleiche Bedeutung hat selbstverständlich auch das Auftreten der Querkerbe in den primären Vierergruppen des Keimbläschens.

Die Bivalenz der Elemente in den Furchungs- und Keimbahnkernen bedeutet demnach nichts anderes als ihre Zusammensetzung aus einer grossväterlichen und einer grossmütterlichen Hälfte. Vielleicht wird man umgekehrt aus dem Auftreten quer gekerbter, bivalenter Elemente in den Furchungs- und Keimbahnkernen darauf schliessen dürfen, dass während der Reifungsperiode eine Syngamixis stattgefunden hat.

Bemerkenswerth scheint mir auch zu sein, dass bei *Cyclops* in den spätern Entwicklungsstadien in den somatischen Kernen eine grössere Zahl von Elementen auftritt, was auf eine Lösung der zwischen den grosselterlichen Hälften bestehenden Verbindung hinweist.

Geschlechtszellenbildung bei Hybriden. Wir gelangen nunmehr auf ein eben erschlossenes Feld, welches demjenigen, dem glückliche Arbeitsbedingungen gegeben sind, eine reiche Ernte in Aussicht stellt. Ich meine die Frage nach dem cytologischen Verhalten der Bastarde.

Die Möglichkeit, bei dieser Verbindung der kerngeschichtlichen Forschung mit dem Bastardirungsexperimente zu sichern Ergebnissen zu gelangen, ist, wie ich wohl kaum aus einander zu setzen brauche, von den verschiedensten Factoren abhängig. Die Hauptschwierigkeit liegt vor allem darin, dass nicht jedes Object, welches in kerngeschichtlicher Hinsicht unzweideutige Bilder darbietet, sich auch zu Bastardirungsversuchen eignet, eine Schwierigkeit, an welcher bis jetzt alle in dieser Richtung unternommenen Untersuchungen gelitten haben. Wir müssten ein Object besitzen, welches einerseits so klare kerngeschichtliche Verhältnisse zeigt wie die Copepoden und Seeplanarien, andrerseits sich so willig dem Experimente fügt wie Mendel's Pisumrassen oder die Maisvarietäten von Correns und Webber.

Es lag für mich der Versuch nahe, mir in dieser Hinsicht die Copepoden nutzbar zu machen. Leider liegen die örtlichen und faunistischen Verhältnisse in der Umgebung Stuttgarts für diesen Zweck nicht besonders günstig, und so hat denn der einzige Schritt, welcher bisher geglückt ist, in folgendem einleitenden Versuche bestanden: Herr stud. E. WOLF hat, nachdem die Uebereinstimmung in Bezug auf die Fortpflanzungszeit ermittelt worden war, den Stuttgarter *Diaptomus gracilis* nach dem Titisee im Schwarzwald transportirt und mit dem *D. denticornis* zu vereinigen gesucht. Es gelang denn auch häufig, *gracilis*-Männchen in Copulation mit *denticornis*-Weibchen zu beobachten, jedoch wurden weitere Wirkungen dieser Verbindung bisher nicht nachgewiesen. Ich hoffe, bei andern Combinationen im Laufe der Zeit zu günstigern Resultaten zu gelangen.

Man kann von verschiedenen Gesichtspunkten aus dazu kommen, die kerngeschichtlichen Verhältnisse bei den Bastarden, ins Besondere den Verlauf der Reifungstheilungen, zu studiren.

In meiner frühern Arbeit (1902, p. 381 [85]) habe ich die Vermuthung ausgesprochen, dass die Unfruchtbarkeit so vieler Bastarde, die im Uebrigen vollkommen lebensfähig sein können, darauf beruht, dass in der Reifungsperiode die Paarung der elterlichen Chromosomen wegen ungenügender Affinität nicht zu Stande kommt und in Folge dessen sich Störungen in der Reifung der Geschlechtszellen einstellen. Bei meinen bisherigen Versuchen hatte ich zunächst die Prüfung dieser Hypothese im Auge, und auch JUEL ist bei seinen Untersuchungen von der Frage geleitet worden, welche Ursachen der Sterilität der Bastarde zu Grunde liegen.

Von einem andern Standpunkt aus sind GUYER, ROSENFELD und CANNON an die cytologische Untersuchung der Bastarde heran getreten, indem sie fest zu stellen suchten, ob die grosse Variabilität der Bastardabkömmlinge, ins Besondere der F_2-Generation, zu einer besondern Art der Vertheilung des Chromatins während der Reifungsperiode in Beziehung gebracht werden könne.

In Kurzem sind die bisher auf unserm Gebiet gewonnenen Ergebnisse folgende.

JUEL (1900) hat die Pollenbildung eines Syringenbastards (Syringa rothomagensis) mit der Pollenbildung einer der Stammformen (S. vulgaris) verglichen. Er fand bei dem Bastard, der jedenfalls in Bezug auf den Blüthenstaub steril ist, Unregelmässigkeiten aller Art, z. B. zweikernige Pollenmutterzellen und, wahrscheinlich

im Zusammenhang damit, Pollenzellen mit überzähligen Kernen; ferner Amitosen ähnliche Kerndurchschnürungen, monströse achromatische Figuren und vielfach abgesprengte, in der Theilung zurück bleibende und zu Kleinkernen sich umbildende Chromatinkörper.

Juel glaubt damit erwiesen zu haben, dass die Sterilität des Bastards durch Abnormitäten der Tetradenbildung hervorgerufen werde. Im Speciellen stellt er die Hypothese auf, dass die Absprengung der kleinern Chromatinkörper und ihre Vertheilung im Cytoplasma mit einer Entmischung der elterlichen Kernsubstanzen im Zusammenhang stehe.

Guyer (1900) [1]) verglich die Spermatogenese von Taubenbastarden mit der normalen Spermatogenese. Bei letzterer finden sich nach der Synapsisphase statt 16 nur noch 8 Chromosomen, und Guyer hält es für wahrscheinlich, dass mit dieser Verminderung der Zahl eine Conjugation der väterlichen und mütterlichen Chromosomen verbunden sei, „though why such is necessary, is not apparent". Die acht, in den Prophasen der ersten Theilung auftretenden Chromatinelemente stellen sich als unregelmässig gestaltete, zuweilen viertheilige (bivalente) Ringe dar, welche dann bei der Theilung im Aequator quer durchbrechen. Bei der zweiten Theilung erscheinen statt 8 nur 4 ring- oder bläschenförmige, viertheilige (bivalente) Elemente, ein Verhalten, welches auf eine nochmalige paarweise Vereinigung der Chromosomen schliessen lässt und an die Befunde bei *Cyclops brevicornis* erinnert. Wie bei der ersten Theilung, so erfahren die Ringe auch bei der zweiten eine Durchschnürung und eine Zerlegung in zweitheilige Elemente.

Bei den Hybriden, namentlich bei sterilen Kreuzungsproducten, fanden sich in den Spermatocyten erster Ordnung dreipolige und doppelte Spindeln mit grossen (bivalenten) Chromatinringen (Fig. E b—c) oder mit einer grössern Zahl augenscheinlich univalenter Elemente (Fig. E a). Für den letztern Fall nimmt Guyer an, dass die Paarung der Chromosomen in der Synapsis unterblieben ist. Abgesehen von der asymmetrischen Vertheilung des Chromatins, wie sie bei dreipoligen Spindeln sich von selber ergiebt, wurde vielfach auch eine ungleiche Spaltung der einzelnen Chromosomen beobachtet, und Guyer ist der

1) Die ausführliche Arbeit von Guyer (1900) trägt im Separatum die Jahreszahl 1900, scheint aber erst im Jahre 1903 zur Ausgabe gelangt zu sein. Auch die amerikanischen Autoren (Sutton, Cannon) bezogen sich bis jetzt nur auf einige kleinere, hauptsächlich in der Science erschienene Mittheilungen Guyer's.

Ansicht, dass alle diese Unregelmässigkeiten in der Vertheilung des Chromatins die beträchtlichen Verschiedenheiten in der Grösse der Spermatozoen bedingen.

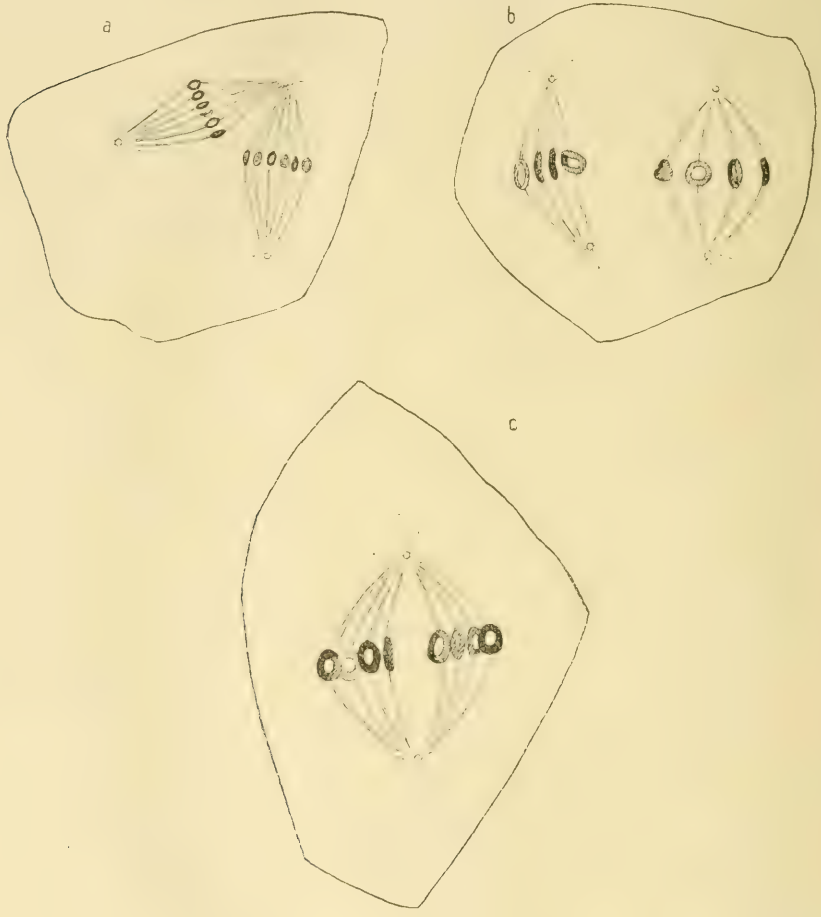


Fig. E.

Doppelspindeln in den Spermatocyten hybrider Tauben nach GUYER.

Die Samenelemente der Vögel gehören nicht zu den günstigern Untersuchungsgegenständen. Um so mehr ist es zu begrüssen, dass GUYER im grossen Ganzen zu recht klaren Ergebnissen gelangt ist, welche sich der Gesammtheit unserer Kenntnisse sehr gut einfügen. Auch die theoretischen Betrachtungen, welche GUYER an seine Er-

gebnisse geknüpft hat, zeigen zahlreiche Berührungspunkte mit den inzwischen von andern Autoren geäusserten Anschauungen, und man ist überrascht, aus einer spätern Mittheilung (1903) zu erfahren, dass Guyer bei der Abfassung seiner grössern Arbeit noch ohne Kenntniss des Mendel'schen Gesetzes gewesen ist. Wir werden im dritten Capitel Gelegenheit haben, auf einige dieser beachtenswerthen Erwägungen zurückzukommen, hier soll nur kurz darauf hingewiesen werden, dass Sutton (1903, p. 251) im speciellen Hinblick auf die Ergebnisse Guyer's die Ansicht ausgesprochen hat, es möchten die Unregelmässigkeiten in der Vertheilung der Chromosomen vielleicht zum Theil die Ursache der Sterilität der Bastarde sein.

Ebenso wie Guyer bei seinen Taubenbastarden, so hat auch Metcalf (1901)[1]) in den Pollenmutterzellen eines fruchtbaren Gladiolus-Bastardes zwei Kernspindeln angetroffen und den Schluss gezogen, dass durch die beiden Chromosomengruppen der väterliche und mütterliche Kernantheil dargestellt werde.

Rosenberg (1903) hat auf einem Moore bei Tromsö neben Drosera rotundifolia und longifolia Individuen gefunden, welche er mit Sicherheit als Bastarde zwischen den beiden genannten Arten auffassen zu können glaubt. Die kerngeschichtlichen Verhältnisse scheinen bei Drosera nicht sehr günstig zu liegen, immerhin ist Rosenberg zu dem bemerkenswerthen Resultate gelangt, dass bei den Bastarden die Pollenzellen eine wechselnde Chromosomenzahl zeigen, indem sie sowohl die elterlichen Zahlen (10 und 20) als auch die erwartete Mittelzahl (15) aufweisen können.

Leider gewährt auch das Object Cannon's (1903), der fruchtbare Bastard von zwei Baumwolle-Arten (Gossypium barbadense + G. herbaceum), keinen Einblick in die Einzelheiten der Pollenbildung. Die im Anfang der Saison gebildeten Antheren wiesen grossen Theils einen normalen Theilungsmodus auf, dagegen zeigte das später untersuchte Material vielfach amitotische Vorgänge, degenerirende Archesporzellen mit zahlreichen Chromosomen, daneben auch einige wenige Zellen mit zwei Kernspindeln oder Zellen mit unregelmässigen achromatischen Figuren und zahlreichen Kleinkernen. Auf die theoretischen Anschauungen Cannon's, der, wie Montgomery und Guyer, eine Paarung der elterlichen Chromosomen annimmt, wird im 3. Capitel zurückzukommen sein.

Als Gesammtresultat der hier referirten Untersuchungen dürfen

1) Citirt bei Cannon, 1903, p. 150.

wir wohl die Thatsache anführen, dass bei der Geschlechtszellenbildung der Bastarde abnorme Theilungsvorgänge in grösserer Mannigfaltigkeit und in einem grössern Procentsatz von Zellen zu beobachten sind als bei der normalen Geschlechtszellenbildung.

Eine Eigenthümlichkeit insbesondere scheint für die Geschlechtszellenbildung hybrider Formen charakteristisch zu sein, nämlich das Auftreten von zwei Kernen, beziehungsweise von zwei Kernspindeln, in den vor der ersten Theilung stehenden „Keimmutterzellen". So hat Juel bei seinem Syringenbastard zweikernige Pollenmutterzellen angetroffen. Guyer fand doppelte Kernspindeln bei Taubenbastarden, Metcalf beim Gladiolus- und Cannon beim Baumwollbastarde.

Die Erklärung für diese übereinstimmenden Befunde ist im Hinblick auf die Erfahrungen bei *Diaptomus denticornis* ohne Weiteres gegeben. Nach den anfänglichen Beobachtungen von mir, Rückert und Conklin hätte man zu der Auffassung gelangen können, dass die Autonomie der Kernhälften oder der gonomere Kernzustand keine tiefere biologische Bedeutung habe, sondern lediglich eine Verzögerung der Kernverschmelzung darstelle, also eine Art physiologischer Hemmungsbildung nach Art bekannter pathologischer Entwicklungszustände. Durch den zunächst für *Diaptomus denticornis* geführten Nachweis, dass der gonomere Kernzustand bis zur Bildung der Geschlechtszellen andauert, ist indessen wie ich glaube, die Möglichkeit einer solchen Auslegung wesentlich verringert und der Gedanke, dass es sich bei diesen Verhältnissen um Dinge von allgemeinerer Verbreitung und tieferer Bedeutung handle, gefestigt worden. In Folge dessen wird man überall, wo man auf sexuelle Zellen mit doppelten oder symmetrisch gebauten Kernen stösst, zunächst der Vermuthung Raum geben müssen, dass es sich um gonomere Kernzustände handelt, und die weitere bei der normalen Samenbildung von *Heterocope* gemachte Beobachtung, dass die Selbständigkeit der Kernhälften in den Prophasen der ersten Reifungstheilung wieder viel deutlicher hervortritt als in den unmittelbar voran gehenden Strecken der Keimbahn, würde uns speciell dafür eine Erklärung geben, dass auch bei den Hybriden gerade in diesem Stadium ein Auseinanderfallen der heterogenen Kernhälften besonders leicht stattfindet.

Umgekehrt glaube ich sagen zu dürfen, dass die Doppelkerne und Doppelspindeln, welche schon jetzt bei so verschiedenen Bastarden in den Prophasen der ersten Theilung beobachtet worden sind, eine

besonders schöne Illustration für die von mir bezüglich des gonomeren Kernzustandes entwickelten Anschauungen bilden. Es ist wohl auch zu erwarten, dass man bei der Untersuchung der ersten Entwicklungsstadien der Bastarde auf einen ähnlichen lockern Zusammenhalt der Kernhälften stossen wird, wie er nach dem Obigen bei der Bildung ihrer Geschlechtszellen hervortritt.

---

3. Capitel.

Beziehungen zwischen den Ergebnissen der Bastardforschung und den cytologischen Beobachtungen.

Wir sind nun so weit gelangt, um die Frage erörtern zu können, ob sich zwischen den Ergebnissen der experimentellen Bastardforschung und den morphologischen Beobachtungen über die Veränderungen und Bewegungen der Kernsubstanzen engere Beziehungen nachweisen lassen.

Fortschritte seit Weismann. Eine ausführliche historische Darstellung dieses Problems müsste ihren Ausgang nehmen von der Weismann'schen Vererbungslehre, ins Besondere von den Betrachtungen über die Vererbungserscheinungen bei geschlechtlicher Fortpflanzung, welche im 3. Capitel des „Keimplasma" (1892) niedergelegt wurden. Hier wurden thatsächlich zum ersten Mal in eingehender Weise die Bastardirungserscheinungen zu den Ergebnissen der cytologischen Untersuchung in Beziehung gebracht, und die Vorstellungen und Gedankenverknüpfungen, welche an dieser und an andern Stellen der Weismann'schen Arbeiten ihren Ausdruck gefunden haben, sind auf die Forschungsrichtung und die Ideengänge der spätern Autoren von viel tiefer greifendem Einfluss gewesen, als es manchen derselben heut zu Tage zum Bewusstsein kommt. Die im Freiburger Institute unternommenen von Guaita'schen Mäuseversuche zeigen überdies, wie viel Werth von Seiten Weismann's von Anfang an auch auf die experimentelle Bastardforschung gelegt worden ist.

In den 14 Jahren, seit Weismann's „Keimplasma" veröffentlicht wurde, namentlich in den letzten 3 oder 4 Jahren, haben nun aber sowohl die experimentelle Bastardforschung als auch die Geschlechtszellenlehre ihr Gebiet beträchtlich ausgedehnt: auf der einen Seite sind zu nennen die Wiederentdeckung der Mendel'schen Regeln und

zahlreiche, theils im Anschluss daran, theils unabhängig davon ausgeführte Bastardirungsversuche, auf der andern Seite die Befestigung der Individualitätslehre durch die Untersuchungen von BOVERI, MONTGOMERY, MC CLUNG, SUTTON, dem Verf. u. a., die Feststellung der Autonomie der Gonomeren vom befruchteten Ei bis zu den Prophasen der ersten Reifungstheilung so wie die beginnende Klärung auf dem Gebiete der Reifungsthatsachen.

Die meisten dieser Fortschritte haben in dem voran gehenden Capitel eine ausführliche Besprechung gefunden und sollen bei dem nunmehr folgenden Versuche, die Verknüpfung zwischen Bastardlehre und Zellenforschung aufs Neue zu befestigen, berücksichtigt werden.

Mehrere vorläufige Versuche sind bereits von andern Autoren in dieser Richtung gemacht worden. Dabei wurden jedoch immer nur vereinzelte Erscheinungen, auf der einen Seite gewöhnlich die typischen MENDEL'schen Fälle, auf der andern Seite dieser oder jener besondere Reductionsmodus, heran gezogen. Der Grund, weshalb gerade die MENDEL'schen Fälle zu derartigen Betrachtungen Anregung gaben, ist besonders klar von BATESON[1]) in Worte gekleidet worden: „It is impossible to be presented with the fact that in Mendelian cases the cross-bred produces on an average equal numbers of gametes of each kind, that is to say, a symmetrical result, without suspecting that this fact must correspond with some symmetrical figure of distribution of the gametes in the cell divisions by which they are produced."

Die Hypothesen, welche bisher auf unserm Grenzgebiete aufgestellt wurden, sind folgende:

1. CANNON'sche Hypothese. CANNON (1902) geht von der Frage aus, ob die charakteristische Eigenthümlichkeit der MENDEL'schen Vererbungserscheinungen, nämlich die Reinheit der Gameten, vielleicht bedingt sein könnte durch die abnormen und unregelmässigen Theilungsprocesse, die man bei der Geschlechtszellenbildung aller hybriden Organismen anzutreffen pflegt. Nun findet er aber bei seinem Baumwollbastarde, dass die abnormen Theilungen eine solche Beschaffenheit zeigen, dass die aus ihnen hervorgehenden Geschlechtszellen aller Wahrscheinlichkeit nach überhaupt nicht für die Erhaltung der Rasse in Betracht kommen. CANNON kommt daher zunächst zu dem Schlusse, dass die Variation der Bastard-

1) In: MENDEL's Principles of Heredity, Cambridge, 1902. Citirt bei SUTTON, 1903, p. 232.

abkömmlinge nicht in den abnormen Mitosen, sondern ausschliesslich in den gleichzeitig und zwischen ihnen vorkommenden normalen Theilungsbildern begründet sein müsse.

Auf welche Weise kann nun durch den Reifungsprocess eine Reinheit der Gameten bewirkt werden? Cannon nimmt hier, in Uebereinstimmung mit Montgomery (1901), an, dass die väterlichen und mütterlichen Chromosomen in der Synapsis sich paarweise vereinigen und dann während der Metaphase einer der beiden Reifungstheilungen wieder von einander getrennt werden. Auf Grund dieses Vertheilungsmodus erhalten zwei von den vier Abkömmlingen einer Keimmutterzelle rein väterliche, zwei rein mütterliche Chromosomen. Dagegen würde keine der Zellen sowohl vom Vater als auch von der Mutter Chromosomen erhalten.

Das in Taf. 12 gegebene Schema III erläutert diesen Gedankengang für den speciellen Fall, dass die Trennung bei der ersten Theilung vor sich geht: man sieht in den Prophasen der ersten Theilung (3. Horizontalreihe) die paarweise Conjugation der bereits längsgespaltenen rothen und weissen Chromosomen, ihre reinliche Trennung in der Metaphase der ersten Theilung (4.—5. Reihe) und die Entstehung von reinen Gameten in beiden Geschlechtern (6.—7. Reihe). Durch verschiedene Combination derselben werden, wie aus der letzten Horizontalreihe ersichtlich ist, die viererlei Mendel'schen Zygoten gebildet.

Die Grundvoraussetzung dafür, dass auf die hier beschriebene Weise reine Gameten entstehen, ist offenbar die, dass dafür gesorgt ist, dass bei der betreffenden (Reductions-)Theilung (4. Reihe) wirklich sämmtliche väterlichen Chromosomen nach der einen, sämmtliche mütterlichen Chromosomen nach der andern Seite gehen. Bei der Gesetzmässigkeit, mit welcher sich die mitotischen Processe im Allgemeinen abspielen, sowie im Hinblick auf das thatsächliche Vorkommen von offenbar ganz reinen Gameten ist diese Annahme allerdings nicht unwahrscheinlich, und wir hätten also einen Vertheilungsmodus vor uns, durch welchen Gameten geliefert werden, die thatsächlich in Bezug auf das gesammte elterliche Anlagenmaterial rein sind. Man kann sich sehr gut denken, dass bei monohybriden Kreuzungen, d. h. bei Bastarden, deren Stammformen sich nur in Bezug auf ein einziges Merkmalpaar von einander unterscheiden, auf diesem Wege vollständig reine Gameten geliefert werden, dass z. B. bei einer Kreuzung zwischen einer roth und einer weiss blühenden Form die eine Hälfte aller Gameten die Anlage für die rothe, die andere

die Anlage für die weisse Blüthenfarbe erhält, und CANNON (1903, p. 155, Anm.) nimmt denn auch thatsächlich die Gültigkeit des Vertheilungsmodus nur innerhalb des Gebietes der Monohybriden an.

Hier erhebt sich aber sofort eine grosse Schwierigkeit. Wohl die meisten Kreuzungen sind gar nicht monohybrider, sondern dihybrider oder polyhybrider Natur, d. h. die beiden Elternformen unterscheiden sich von einander hinsichtlich mehrerer Merkmalpaare. Nun haben aber, wie wir sahen, die Untersuchungen von MENDEL, CORRENS, BATESON u. a. gezeigt, dass in diesen Fällen die Gameten jeweils nur hinsichtlich eines einzigen Merkmalpaares als reine betrachtet werden können, dass sie dagegen, wenn man die ganze Reihe der Merkmalpaare ins Auge fasst, die Anlagen zu den verschiedenen Charakteren in allen möglichen Combinationen in sich schliessen und demnach sowohl väterliches als mütterliches Anlagenmaterial enthalten. In der grossen Mehrzahl der Kreuzungen wird demnach durch das Experiment bewiesen, dass die Gameten keineswegs in Bezug auf die gesammte elterliche Erbmasse rein sind, sie können demnach auch nicht die in Taf. 12, Schema III (vorletzte Reihe) angegebene Beschaffenheit besitzen.

Eine weitere Schwierigkeit, welche der allgemeinen Gültigkeit des CANNON'schen Vertheilungsmodus im Wege steht, liegt darin, dass bei der Gleichförmigkeit, mit welcher das elterliche Chromosomenmaterial abwechselnd gepaart und wieder geschieden wird, in den Gameten niemals die Anlagen von mehr als zwei Grosseltern mit einander vereinigt werden können. Nun kennen wir allerdings, wie im 1. Capitel ausgeführt wurde, noch keine vollständig klaren Beispiele, in welchen sich in einem Enkel die Eigenschaften von 3 oder 4 Grosseltern gemischt vorfinden, aber das empirische Material ist auf der andern Seite auch nicht so beschaffen, dass wir die Möglichkeit einer derartigen mehrfachen Mischung ganz von der Hand weisen dürfen. Es ist daher zweifellos angebracht, bei der Frage nach der Gültigkeit dieser oder jener Hypothese auch diesen Punkt im Auge zu behalten.

2. DE VRIES'sche Hypothese. In seiner neuesten Publication (1903 b) geht auch DE VRIES von der Anschauung aus, dass bei der Geschlechtszellenbildung die väterlichen und mütterlichen Kernantheile wieder vollkommen von einander geschieden werden. Die Doppelkerne, welche bei der Befruchtung durch Vereinigung der beiden

Vorkerne entstehen, zerfallen nach De Vries unmittelbar vor dem nächstfolgenden Befruchtungsacte wieder in die beiden Vorkerne, und es handelt sich also bei der sogenannten numerischen Reduction um einen „Abschied zwischen zwei Personen, welche eine Zeit lang neben einander denselben Weg gegangen sind und welche sich jetzt eine andere Gesellschaft aufsuchen wollen".

De Vries fügt hinzu (l. c., p. 26), die Trennung der Vorkerne bei der Entstehung der Befruchtungszellen sei sowohl im Thierreich wie auch bei den Pflanzen so allseitig festgestellt worden, dass sie als eine der besten Stützen der ganzen Befruchtungslehre betrachtet werden darf.

Ich muss zunächst der Auffassung von De Vries widersprechen, wonach es sich hier um eine allseitig festgestellte Thatsache handle. Hinsichtlich des zoologischen Materials ist jedenfalls zu sagen, dass eine reinliche Scheidung der väterlichen und mütterlichen Kerntheile bis jetzt nirgends bewiesen, sondern nur von verschiedenen Seiten hypothetisch angenommen worden ist. Man kann in keinem einzigen Fall mit Sicherheit sagen, dass bei der Reductionstheilung alle väterlichen Elemente nach der einen, alle mütterlichen nach der andern gehen, denn es kann sich ja in allen Fällen das eine Chromosomenpaar sehr gut nach der Formel $\begin{matrix} p \\ \updownarrow \\ m \end{matrix}$, das andere in umgekehrter Richtung $\begin{matrix} m \\ \updownarrow \\ p \end{matrix}$ zerlegen. Ich finde auch bei Strasburger (1900), auf welchen sich De Vries ausdrücklich beruft, keine Thatsache angegeben, welche für die Pflanzen eine Scheidung der beiden Vorkerne zwingend beweisen würde. Auf zoologischem Gebiete liegen im Gegentheil bestimmte Beobachtungen vor, welche mit der Hypothese von De Vries direct unvereinbar sind, nämlich die Befunde bei *Cyclops brevicornis*, bei welchem die väterlichen und mütterlichen Elemente während der Reifungstheilungen eine anscheinend ganz gesetzmässig verlaufende Umordnung und Durchmischung erfahren.

Nehmen wir nun aber einmal an, es sei wirklich für eine Anzahl von Formen der Nachweis erbracht, dass bei der Reductionstheilung [1]) eine

1) De Vries (1903b, p. 28) nimmt, ebenso wie Montgomery (1903, p. 267), irrthümlicher Weise an, dass der Begriff der Reductionstheilung sich mit dem der heterotypischen Kerntheilung vollkommen decke. Dem ist entgegen zu halten, dass heterotypische Kerntheilungsbilder mit typisch gestalteten, tonnenförmig orientirten Chromatinringen auch bei der

reinliche Scheidung zwischen väterlichen und mütterlichen Kernantheilen erfolge, wie ist es dann zu erklären, dass in den Kindern die Eigenschaften der Eltern und Grosseltern in so verschiedener Weise gemischt sein können?

De Vries macht hier die Hülfshypothese, dass die Vorkerne nicht ohne eine gegenseitige Beeinflussung aus einander gehen, sondern dass vor ihrem Abschiede ein Austausch von Anlagen stattfinden könne. Dies geschehe wahrscheinlich erst in dem der Verabschiedung unmittelbar vorangehenden Momente, und zwar in der Weise, dass die väterlichen und mütterlichen Elemente sich paarweise zusammenlegen. Da nun in den Chromatinfäden die einzelnen, den Elementareigenschaften des Organismus entsprechenden Anlagen in derselben Reihenfolge liegen, so werden die gleichnamigen Anlagen der beiden Vorkerne einander opponirt, und es kann ein grösserer oder kleinerer Theil der Anlagen gegen einander ausgetauscht werden. „Wie viele und welche, kann dann einfach dem Zufall überlassen bleiben. Es werden dadurch alle möglichen neuen Combinationen von väterlichen und mütterlichen Anlagen in den beiden Vorkernen auftreten, und wenn diese dann bei der Bildung der Sexualzellen sich von einander scheiden, so wird jede zum Theil väterliche, zum Theil mütterliche Anlagen in sich beherbergen." Der De Vries'schen Hypothese zu Folge würde also die Bedeutung der Chromosomenpaarung darin bestehen, dass durch dieselbe ein Austausch der elterlichen Anlagen ermöglicht werde (vgl. Taf. 12, Schema III).

Da es sich in dem vorliegenden Aufsatze lediglich um die Frage handelt, in wie weit die Ergebnisse der experimentellen Bastardforschung zu den mikroskopisch sichtbaren und controllirbaren Veränderungen und Bewegungen der Kerntheile in Beziehung gebracht werden können, so fällt wenigstens der zweite Theil der De Vries'schen Hypothese aus dem Bereich unseres Gegenstandes und unserer Discussion heraus, und wir werden uns weiter umsehen müssen, ob nicht andere Möglichkeiten vorliegen, die Fühlung zwischen den beiden in Frage stehenden Forschungsgebieten enger zu gestalten.

Furchung und bei der Bildung der Urgeschlechtszellen vorkommen, wie dies von Van Beneden u. Neyt (1887) zuerst für *Ascaris*, später (1892) von mir für *Cyclops* gezeigt wurde.

3. Guyer'sche Hypothese. In sehr eingehender Weise hat Guyer (1900) die möglichen Beziehungen zwischen den Vererbungserscheinungen und den bei normalen und hybriden Formen beobachteten Theilungsvorgängen erörtert. Auf die vielfache Uebereinstimmung der Schlussfolgerungen Guyer's mit den ihm unbekannten Mendel'schen Sätzen wurde bereits oben hingewiesen, andrerseits zeigen sich in Bezug auf die theoretische Verwerthung der Befunde viele Berührungspunkte mit den von Montgomery und mir vertretenen Anschauungen.

In Bezug auf den normalen Verlauf der Spermatogenese der Tauben konnte Guyer kein vollständig klares Bild gewinnen, er nimmt jedoch an (l. c., p. 26), dass die erste Theilung eine Aequations-, die zweite eine Reductionstheilung sei, und ebenso ist er, anscheinend unabhängig von Montgomery, zu der Auffassung gelangt, dass sich die väterlichen und mütterlichen Chromosomen in der Synapsis mit einander *vereinigen* und im weiteren Verlauf wieder von einander *getrennt* werden (l. c., p. 49).

Das Auftreten der mehrpoligen Spindeln in den ersten Spermatocyten der Hybriden erklärt nun Guyer in der Weise, dass bei den Hybriden in Folge einer Unverträglichkeit (incompatibility) der beiden verschiedenen Plasmaarten jene Vereinigung nur unvollständig oder überhaupt nicht zu Stande komme (l. c., p. 26, 46). Während nämlich in den gewöhnlichen Zellen die väterlichen und mütterlichen Elemente Seite an Seite neben einander liegen und ungestört den Zellfunctionen vorstehen, macht sich in den Spermatocyten erster Ordnung, wo normaler Weise ihre engere Vereinigung stattfinden sollte, ihre Unverträglichkeit geltend. In Folge dessen vereinigen sie sich nicht zur Bildung des bivalenten Typus, und so entstehen an Stelle einer einzigen Spindel mit acht bivalenten Chromosomen multipolare oder doppelte Spindeln mit zwei Gruppen von univalenten Chromosomen (l. c., p. 46; vgl. Fig. E a). Guyer hält es für möglich, dass durch (simultane) Theilung von Zellen mit multipolaren Spindeln *reine* Gameten erzeugt werden können, er glaubt jedoch, dass die Erscheinungen der Variation und des Rückschlages, welche man bei Bastarden antrifft, weniger zu jenen unregelmässigen Theilungen als zu den daneben vorkommenden *normalen* Mitosen in Beziehung zu bringen sind, in so fern ja nach Guyer auch durch die letztern die väterlichen und mütterlichen Chromosomen von einander getrennt und mehr oder weniger reine Zellen gebildet werden.

Was speciell die vor der zweiten Theilung beobachtete, nochmalige paarweise Vereinigung der Chromosomen anbelangt, so glaubt GUYER in Uebereinstimmung mit einer längst von WEISMANN ausgesprochenen Ansicht, dass die so gebildeten ringförmigen, viertheiligen Chromatin-Elemente sich bei der zweiten Theilung nach verschiedenen Richtungen spalten können und dass auf diese Weise die Zahl der Combinationen, in welchen die Einzelchromosomen in die reifen Keimzellen eingehen, vergrössert werde. Im Speciellen könnten dadurch die väterlichen und mütterlichen Elemente, falls dies noch nicht in der ersten Theilung geschehen, von einander getrennt oder aber in verschiedener Weise mit einander vermengt werden. „Both kinds of division occur, perhaps in normal forms — possibly both kinds in the same cell."

In einer spätern Mittheilung (1903) nimmt GUYER ausdrücklich Bezug auf das MENDEL'sche Gesetz, insbesondere auf die gegenseitige Unabhängigkeit, welche die einzelnen Elementareigenschaften bei den Spaltungsvorgängen zeigen. Er glaubt, dass in den MENDEL-schen Fällen „the germinal incompatibilities must be narrowed down to the qualities themselves rather than confined to the respective germ plasms as a whole".

Es scheint mir, dass der wichtigste Punkt in den Ausführungen GUYER's darin besteht, dass er gewisse Unregelmässigkeiten bei den Hybriden, insbesondere das Auftreten mehrpoliger Spindeln, auf eine „incompatibility" der elterlichen Chromosomen zurückgeführt und damit auch das Auftreten reiner Gameten in Zusammenhang gebracht hat. In ersterer Hinsicht zeigt sich eine enge Uebereinstimmung mit der von mir (1902, p. 380 [84]) ausgesprochenen Vermuthung, es dürfte die Unfruchtbarkeit der Bastarde auf dem Fehlen der Affinität zwischen den elterlichen Chromosomen oder der sexuellen Chromotaxis beruhen.

Im Ganzen wird man wohl nach den Erfahrungen bei den Copepoden die Ansicht aussprechen dürfen, dass das Auftreten der dreipoligen und doppelten Spindeln bei den Taubenbastarden bedingt sei durch ein stärkeres Hervortreten des gonomeren Zustandes in Folge geringerer sexueller Karyotaxis und Chromotaxis.

---

4. SUTTON'sche Hypothese. SUTTON (1903) hält die Annahme, es möchte bei der Reductionstheilung eine reinliche Scheidung der elter-

lichen Chromosomen erfolgen, für unzulässig, weil in diesem Falle ein Individuum nicht Chromosomen oder Qualitäten von beiden väterlichen oder beiden mütterlichen Grosseltern erben könnte. Auf Grund seiner Untersuchungen bei *Brachystola* glaubt Sutton im Gegentheil, dass die Lage der gepaarten Chromosomen in der Aequatorialplatte der zweiten oder Reductionstheilung ganz vom Zufall abhängig sei und demnach die väterlichen und mütterlichen Elemente der einzelnen Paare in den verschiedensten Combinationen in die reifen Geschlechtsproducte eingehen können. Seien z. B. A B C D die väterlichen, a b c d die mütterlichen Chromosomen, so findet in der Synapsis die Bildung der Paare A a, B b, C c, D d, in der Reductionstheilung die Wiederauflösung derselben statt, und es können in den reifen Keimzellen im Ganzen 16 Combinationen: a, B, C, D; A, b, C, D etc. auftreten.

Bei Selbstbefruchtung oder Reinzucht der Bastarde werden dann die Chromosomen jedes einzelnen Paares, z. B. A und a, nach der Proportion AA : 2 Aa : aa auf die Zygoten vertheilt.

Sutton nimmt nun, auf Grund seiner Befunde bei *Brachystola* und in Uebereinstimmung mit Boveri, an, dass die einzelnen Chromosomen nicht sämmtliche Anlagen in sich schliessen, sondern essentiell verschiedenwerthig, d. h. die Träger verschiedener Elementareigenschaften seien, jedoch so, dass jedem Chromosom A der väterlichen Seite ein Chromosom a der mütterlichen Seite als Träger des gleichen oder correspondirenden Charakters entspricht. Indem nun die Chromosomen jedes Paares gemäss der obigen Proportion auf die Zygoten vertheilt werden, ergiebt sich bei hybriden Formen eine Vertheilung der zu einem Merkmalpaare gehörigen Charaktere genau nach dem Mendel'schen Gesetze, und da ferner die Zerlegung der einzelnen Chromosomenpaare unabhängig von der der andern Paare erfolgt, so finden auch die complicirten, bei dihybriden und polyhybriden Formen auftretenden Spaltungserscheinungen ihre Erklärung.

Diesen Ansichten Sutton's hat sich neuerdings auch Boveri in seinem noch nicht veröffentlichten Würzburger Referate angeschlossen.

Nach dem hier Gesagten geht Sutton's Hypothese, welche im Uebrigen unter den bisher aufgestellten wohl die Erscheinungen in der einfachsten und vollständigsten Weise erklärt, ihrerseits von zwei Voraussetzungen aus, erstens von der Annahme, dass bei der Reductionstheilung die Vertheilung der elterlichen Chromosomen in den ver-

schiedensten Combinationen erfolgen könne, und zweitens von der Anschauung, dass die Chromosomen essentiell ungleichwerthig sind. Bezüglich der erstern Annahme darf wohl erwartet werden, dass in der in Aussicht gestellten ausführlichen Arbeit Sutton's die noch fehlende nähere Begründung beigebracht wird. Ich selbst möchte es aus den früher (s. oben S. 209) angegebenen Gründen und im Hinblick auf die Verhältnisse bei *Cyclops* allerdings für mindestens ebenso wahrscheinlich halten, dass hinsichtlich der Vertheilung der Paarlinge keine willkürliche, sondern mehr gesetzmässige Verhältnisse bestehen. Was dann die Frage nach der Ungleichwerthigkeit der Chromosomen anbelangt, so werde ich weiter unten ausführlicher auf diesen Punkt einzugehen haben, da meine eigene Auffassung gewissermaassen nur eine Weiterbildung der Boveri-Sutton'schen Hypothese darstellt.

Wir haben gesehen, dass in rascher Aufeinanderfolge eine ganze Anzahl von Hypothesen aufgestellt worden sind, um die Verbindung zwischen den beiden in Frage stehenden Forschungszweigen herzustellen. Wenn ich nun meinerseits dazu übergehe, den bisherigen Versuchen einen weitern anzureihen, so bin ich mir wohl bewusst, dass auch bei diesem Vorstosse in das eben erschlossene Grenzgebiet das Rüstzeug an gut gesicherten Einzelbeobachtungen auch nicht annähernd die wünschenswerthe Vollständigkeit besitzt. Immerhin glaube ich, durch die Befunde bei *Diaptomus denticornis* und *Cyclops brevicornis* einige willkommene Ergänzungen des Thatsachenmaterials beigebracht zu haben, und andrerseits scheint es mir gerade bei Inangriffnahme eines neuen Arbeitsfeldes von Vortheil zu sein, wenn bei den theoretischen Betrachtungen von Anfang an recht viele Möglichkeiten ins Auge gefasst werden, um auf diese Weise zu verhüten, dass die Meinungen und Untersuchungsziele gleich von vorn herein in bestimmten Richtungen festgelegt werden.

Umgestaltung der Individualitätshypothese. Wie bereits früher bemerkt wurde, lässt sich zur Zeit ein Versuch, die Bastardirungserscheinungen morphologisch zu begründen, nicht wohl anders denken, als indem man einerseits auf die Weismann'sche Ver-

erbungslehre, andrerseits auf die von Van Beneden, Rabl und namentlich Boveri begründete Individualitätshypothese zurückgreift. Erstere besagt, dass der Kern in vererbungsmechanischer Hinsicht eine aus mehreren selbständigen Vererbungsträgern (Idanten und Iden) zusammengesetzte Vielheit darstellt, letztere misst in irgend einem Sinne den Chromosomen eine von Kerngeneration zu Kerngeneration bestehende Continuität oder Autonomie zu. Auf der Verknüpfung jener Vererbungseinheiten mit den Chromosomen basiren in mehr oder weniger ausgesprochener Weise alle auf unserm Grenzgebiete gemachten Versuche.

Die Zahl der Thatsachen, welche zu Gunsten der Individualitätshypothese und damit indirect auch zu Gunsten der Weismann'schen Vererbungslehre angeführt werden können, vermehrt sich unablässig. Dabei ist aber nicht zu übersehen, dass es auch zahlreiche Autoren giebt, welche sich aus sehr beachtenswerthen Gründen der Annahme der Individualitätshypothese widersetzen.

Dieser Widerstand scheint mir nun seine letzte Wurzel darin zu haben, dass die Individualitätshypothese sich vielfach noch mit einem dritten Kreis von Vorstellungen kreuzt, wonach die färbbare Substanz des Kerngerüstes und der Chromosomen, das Chromatin im Flemming'schen Sinne, als die wichtigste Kernsubstanz, die eigentliche substanzielle Grundlage der Vererbungserscheinungen zu betrachten ist. Die innige Verbindung dieser beiden Anschauungsweisen kommt darin zum Ausdruck, dass man allgemein von einer Individualität der „Chromosomen" zu sprechen pflegt, wobei man sich aber sehr wohl bewusst ist, dass es sich nicht um eine Continuität der Form, sondern höchstens um eine solche der Substanz handeln kann. Man denkt also in letzter Linie bei der Individualität der Chromosomen wohl immer an eine Continuität der chromatischen Substanz.

Dieser letzten Auffassung legen sich aber, wie gesagt, eine Reihe von nicht unbeträchtlichen Schwierigkeiten in den Weg. Ich erinnere an die vielen ruhenden Kerne, in welchen ausser einem grossen Nucleolus keinerlei färbbare Substanz wahrzunehmen ist, ferner an die noch sehr unsichern Beziehungen zwischen „Chromatin" und Nucleolarsubstanz, an das vielfache Versagen der färbungsanalytischen Methoden, an die Befunde bei den Einzelligen. Immer wieder hat man versucht, in diesen verwickelten Verhältnissen Ordnung und Klärung zu schaffen, ich darf hier nur an die neuern Arbeiten von R. Hertwig (1902) und Lubosch (1902) erinnern.

Aber man wird nicht sagen können, dass durch die neuen Hypothesen speciell für die Annahme einer Continuität der chromatischen Substanz eine absolut verlässliche Grundlage geschaffen worden sei.

Seit längerer Zeit habe ich mir die Frage vorgelegt, ob wir nicht der Wucht der Thatsachen, welche zu Gunsten einer Autonomie besonderer Kerntheile sprechen, Rechnung tragen können, ohne auf Schritt und Tritt mit den erwähnten Schwierigkeiten kämpfen zu müssen, und ob vielleicht nicht die Individualitätshypothese in ihrer jetzigen Form mit einem Ballast festgewurzelter Anschauungen behaftet ist, welche ihrer weitern Entwicklung hinderlich ist. Meine Befunde bei den Copepoden und gleich gerichtete Untersuchungen an andern Objecten, namentlich an der durch riesige Kernformen ausgezeichneten Epidermis der Siredon-Larve, haben mich mehr und mehr zu einer Anschauungsweise geführt, welche nach verschiedenen Richtungen hin eine Umgestaltung der Individualitätshypothese anbahnen würde. Bereits in meiner letzten Arbeit (1902, p. 386 [90]) habe ich einige Andeutungen in dieser Richtung gemacht, und R. FICK hat in seinem Referat im Zoologischen Centralblatt die betreffende Anschauung als „Achromatin-Individualitätshypothese" der „Chromatin-Individualitätslehre" gegenübergestellt. Eine ausführliche Begründung dieser Ansichten würde auch in der vorliegenden Arbeit zu weit vom Gegenstande abführen, aber da mir daran liegt, für die Verknüpfung der Bastardlehre mit der Morphologie der Geschlechtszellen eine festere Grundlage zu bekommen, so glaube ich mit einer etwas eingehendern Darstellung nicht mehr zurückhalten zu dürfen.

Einzelne der im Folgenden ausgesprochenen Gedanken finden sich in derselben oder in ähnlicher Form auch bei andern Autoren, und wahrscheinlich wird die ins Ungeheure gewachsene Zellen-Literatur noch manche hierher gehörige Bemerkung enthalten, welche mir nicht bekannt geworden ist. Dagegen glaube ich mich nicht zu irren, wenn ich die Art und Weise für neu halte, in welcher diese Anschauungen hier mit einander zu einer Hypothese verknüpft werden sollen.

Der Kern ein Compositum von Theilkernen. Bei der Reconstitution des mütterlichen Vorkerns sowie während der

Furchung bilden sich die Chromosomen bei vielen Formen[1]) zu bläschenförmigen Theilkernen, den Fol'schen Karyomeren oder,

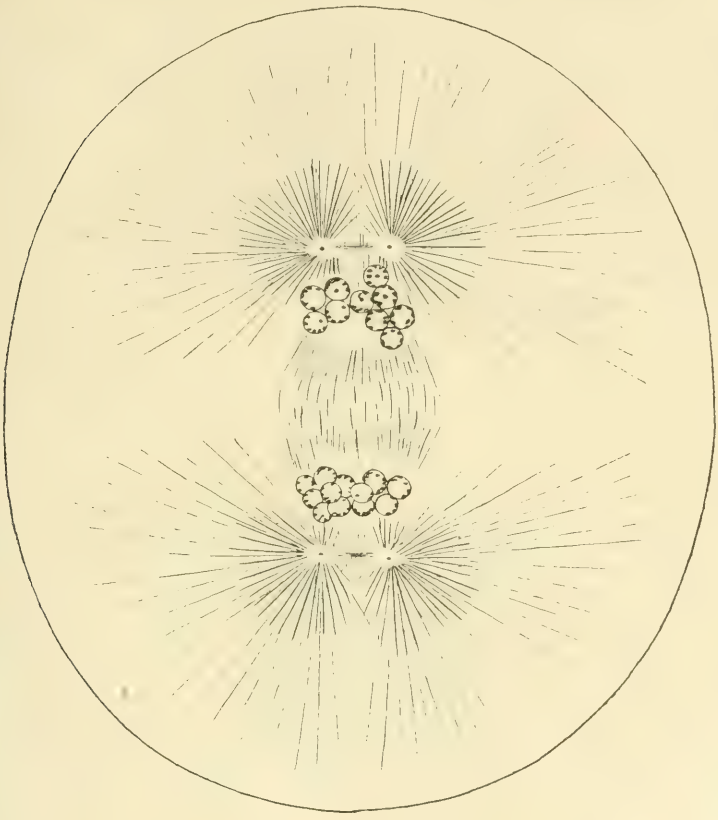


Fig. F.
Erste Furchungsspindel von *Echinus* nach Boveri.

wie ich sie ohne Kenntniss der Fol'schen Bezeichnung nannte, den Idiomeren[2]) um (Fig. F). Durch successive, bei *Cyclops brevicornis*

1) Eine wohl ziemlich vollständige Zusammenstellung der bisherigen Befunde findet sich bei Montgomery, 1901, p. 219.

2) „Besondere Theilstücke", in Anlehnung an die Ausdrücke Idioplasma, Idanten u. s. w. gebildet. Vielleicht empfiehlt es sich, die Fol'sche Bezeichnung Karyomeren für die Theilbläschen, die Bezeichnung Idiomeren für die daraus entstehenden Kernterritorien zu reserviren.

in einem gewissen Rhythmus sich vollziehende Verschmelzung entstehen die aus den beiden elterlichen Kernhälften oder Gonomeren bestehenden Doppelkerne, beziehungsweise äusserlich einheitlich erscheinende Furchungskerne.

Man kann bei *Cyclops* die Entstehung der Theilkerne dadurch deutlicher hervor treten lassen, dass man sie durch Aetherisirung der

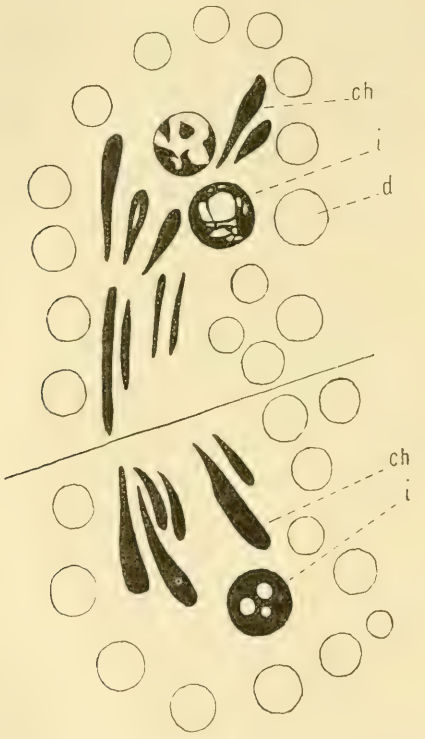


Fig. G.
Furchungstheilung in ätherisirtem *Cyclops*-Ei.

Eier auf eine frühere Phase der dicentrischen Wanderung verlegt (Fig. G) (HÄCKER, 1900). Man sieht dann, dass der Vorgang auf einer zunehmenden Alveolisirung oder Vacuolisirung[1]) der

1) Zwischen Alveolen und Vacuolen bestehen nur Unterschiede hinsichtlich der Grösse. Im Besondern können wohl Vacuolen durch Zusammenfliessen mehrerer Alveolen ihre Entstehung nehmen.

Chromosomen beruht. Dieselben wandeln sich in der gleichen Weise zu den bläschenförmigen Idiomeren um, wie sich der dunkel gefärbte, als compacter, stiftförmiger Körper erscheinende Spermakern zum männlichen Vorkern umwandelt.

Andeutungen des idiomeren und gonomeren Aufbaus der Kerne finden sich auch an andern Stellen der Keimbahn. So dürften ins Besondere die maulbeerförmigen und zweilappigen Kerne in der Sexualzellen der Amphibien hierher zu rechnen sein. Speciell bei der Geschlechtszellenbildung kann sich die Zusammensetzung der Kerne aus Idiomeren und Gonomeren auch bei der Theilung und zwar in dem Auftreten multipolarer und doppelter Spindeln äussern. Namentlich die in den Pollen- und Embryosack-Mutterzellen der Phanerogamen so häufig auftretenden multipolaren Theilungsfiguren scheinen mir mit dem Selbständigkeitstrieb der Idiomeren oder Theilkerne im Zusammenhang zu stehen.

Die beschriebenen Verhältnisse führen zu der Auffassung, dass der Kern, ins Besondere der Furchungskern des Metazoen-Eies, ein Compositum aus mehreren, den einzelnen Chromosomen entsprechenden Theilkernen darstellt (Häcker, 1900, p. 20) oder, wie sich Montgomery (1901, p. 220) ausgedrückt hat, „a symbiotic union of as many nuclei as there are chromosomes".

Es ist noch unentschieden, ob z. B. bei den Amphibien, unter gewissen Verhältnissen, welche auf der Grenze zwischen physiologischen und pathologischen Zuständen schwanken, eine nachträgliche Zerfällung des bereits einheitlichen, ruhenden Kerns in seine Idiomeren erfolgen kann, und ebenso muss noch gezeigt werden, ob durch Einwirkung von Reagenzien während des Ruhestadiums eine künstliche Spaltung bewirkt werden kann.

— — —

Bau der Chromosomen. Die ätherisirten *Cyclops*-Eier zeigen, wenn man die Entstehung der Idiomeren rückwärts verfolgt, besonders schön sämmtliche Zwischenstufen zwischen den bläschenförmigen Idiomeren und den mehr oder weniger homogen tingirten, als compacte Körper erscheinenden Chromosomen (Fig. G).

Umgekehrt weisen zahlreiche andere Beobachtungen darauf hin, dass die Chromosomen sich durch zunehmende Vacuolisirung in

die Idiomeren, beziehungsweise in Theile des einheitlichen Kernes umwandeln. So sagen VAN BENEDEN u. NEYT (1887, p. 257) von den Chromosomen des *Ascaris*-Eies: „Les cordons chromatiques, moniliformes, homogènes au début, au moins en apparence, prennent peu à peu un aspect ponctué: ils se résolvent en fins granules reliés entre eux par des filaments; ils prennent une structure spongieuse." In ähnlicher Weise berichten GRÉGOIRE u. WYGAERTS (1903), mit deren Anschauungen sich die meinigen überhaupt in vieler Hinsicht berühren, von den somatischen Kerntheilungen einer Liliacee (Trillium), dass sich die Chromosomen in den Telophasen durch Alveolisation zu einem elementaren Netzwerk umbilden und dass durch ihre Vereinigung das Kernnetz als „un réseau de réseaux" seine Entstehung nimmt.

Ich habe selbst das classische Object der Kerntheilungsforschung, die Epidermiskerne der Amphibien und speciell der Siredon-Larve, auf diesen Punkt hin nochmals untersucht. Nach der gewöhnlichen Auffassung findet hier die Metamorphose der Kernschleifen in der Weise statt, dass die vormals homogenen und ganzrandigen Chromosomen eine körnige Beschaffenheit und unregelmässige Conturen bekommen und mit einander durch fadenförmige Anastomosen in Verbindung treten. Auf diese Weise wird das netzförmige Kerngerüst erzeugt. Meinen mit FLEMMING'scher Flüssigkeit hergestellten Präparaten zu Folge halte ich die Auffassung für ebenso berechtigt, dass es sich auch hier um einen Alveolisationsprocess handelt, auf Grund dessen sich die Chromosomen zu Bestandtheilen des ruhenden Kernes umformen und welchem sie nicht nur ihr „gekörneltes" Aussehen, sondern auch das Auftreten der „fadenförmigen Ausläufer" verdanken. Ich stütze mich dabei vor Allem auf die Thatsache, dass in den Chromosomen schon während der Prophasen und Metaphasen einzelne Alveolen wahrnehmbar sind und dass die letztern während der Telophasen ganz erheblich an Zahl zunehmen (Fig. Ha). Unter Berücksichtigung dieses Umstandes kann man sich wenigstens bei den Epidermiskernen von Siredon folgendes Bild von den Umwandlungsprocessen machen, welche die Chromosomen bei der Reconstitution der Tochterkerne durchlaufen.

Man erinnere sich daran, dass die Chromosomen in der Endphase des Dyasterstadiums eine ausserordentlich dichte Zusammenlagerung, etwa nach Art eines zusammengeschichteten Haufens von Säcken, aufweisen, und stelle sich nun vor, dass die einzelnen Chromosomen, unter Beibehaltung dieser dichten Aneinanderlagerung, gleichzeitig

jedoch unter Bewahrung ihrer morphologischen Selbständigkeit, eine allmähliche Aufquellung, unter zunehmender Alveolenbildung, erfahren. Diese Alveolen entstehen zum Theil in den axialen Partien der Chromosomen (Fig. Ha), grossentheils aber in deren peripheren, an die Nachbarelemente angrenzenden Zonen, so dass in den einzelnen Chromosomen einerseits ein axialer, gekörnelt erscheinender Chromatinstrang, andrerseits ein peripherer grosswabiger Alveolenmantel unterschieden werden kann, welch letzterer einzelne, besonders starke Wabenwände im optischen Durchschnitt als fadenförmige „Anastomosen" erkennen lässt. Während also nach der früheren Ansicht die Chromosomen in den Telophasen zunächst aus einander rücken und nachträglich erst wieder durch Anastomosen mit einander in Verbindung treten, quellen nach meiner Auffassung die Kernschleifen unter Beibehaltung ihrer gedrängten Lagerung zu schaumigen Gebilden mit vorwiegend axial gelagertem Chromatin und peripherem Alveolenmantel auf.

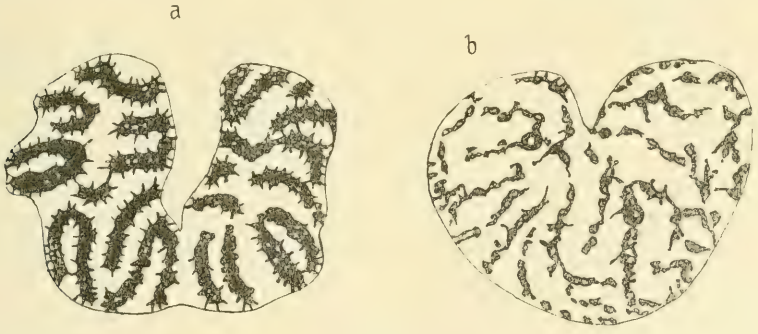


Fig. H.
Telophasen bei Siredon.

Man könnte gegen diese Auffassung einwenden, dass in diesem Falle noch längere Zeit hindurch membranartige Abgrenzungen zwischen den einzelnen Chromosomen wahrgenommen werden müssten. Indessen ist es ja bekannt, dass auch in andern Fällen Membranbildungen oder abgrenzende Differenzirungen irgend welcher Art mit Bestimmtheit angenommen werden müssen, ohne dass sich dieselben durch ein besonderes Lichtbrechungsvermögen oder sonstwie optisch hervorheben. Ich erinnere an das befruchtungsfähige Seeigelei und an die von mir (1902, p. 311 [15]) im *Diaptomus*-Ei beobachteten Theilungsfiguren, bei welchen die Lagerung der Chromosomen in der

Aequatorialplatte auf das Vorhandensein irgend einer „Trennungsvorrichtung“ zwischen den Gonomeren hinweist.

Bei fortschreitender Aufquellung und Alveolisirung werden die axialen Chromatinstränge dünner und reicher an Alveolen und die hellen Felder zwischen den Strängen breiter (Fig. H b), und durch alle Zwischenstufen, welche auf demselben Epidermisfetzen neben einander liegen, wird man zu dem Bild des ruhenden Kernes geführt (Fig. J), in welchem nicht nur wie bisher an besonders günstigen Stellen, sondern in ganz gleichmässiger Weise eine deutliche alveoläre Structur zu Tage tritt. Es sind namentlich die kleinern, dunklern Kerne der obern Epidermislage, des Stratum corneum, welche bei Anwendung von ZEISS Imm. 2 mm, Oc. 12 in deutlichster, auch für das ungeübte Auge ohne Weiteres erkennbarer Weise eine wabige Structur im Sinne BÜTSCHLI's erkennen lassen. Ins Besondere längs der Kernmembran und im Umkreis der beiden, regelmässig in der Zweizahl vorhandenen Nucleolen treten der „Alveolarsaum“ und die daran sich anschliessenden Wabenlagen in schönster Weise hervor. Ausser den beiden Nucleolen sind zahlreiche Chromatinkörner von sehr verschiedener Grösse den Waben in unregelmässiger Weise eingelagert.

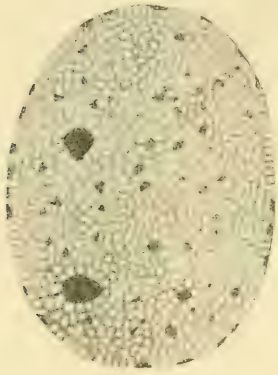


Fig. J.
Ruhender Epidermiskern von Siredon.

Aehnliche Organisationen sind bekanntlich auch bei zahlreichen andern Objecten gefunden, gewöhnlich aber im Sinne einer fädig-netzartigen Structur und nicht als Schaum- oder Wabenstructur gedeutet worden. So sagt z. B. ganz neuerdings CALKINS (1902, p. 8) vom Keimbläschen von *Crepidula*, es enthalte „a great number of chromatin granules which are connected together by linin threads“ und in ähnlicher Weise werden auch die meisten andern Befunde beschrieben. Auf der andern Seite berichten GRÉGOIRE u. WYGAERTS von den ruhenden Trillium-Kernen, dass dieselben keineswegs eine structure filamenteuse-réticulée, sondern eine alveoläre oder allenfalls, wenn die Alveolisation weiter vorgeschritten ist, eine structure réticulée besitzen.

Nach dem Bisherigen bestehen also zwischen der Organisation der in den Telophasen befindlichen Chromosomen und derjenigen des

ruhenden Kerns nur graduelle Unterschiede, die sich auf Verschiedenheiten in der Dichtigkeit, beziehungsweise auf den Grad der Imbibition oder Alveolisirung beziehen.

Man wird aber noch weiter gehen und, in Form einer vorläufigen Hypothese, auch die weiter zurück liegenden Entwicklungsstadien

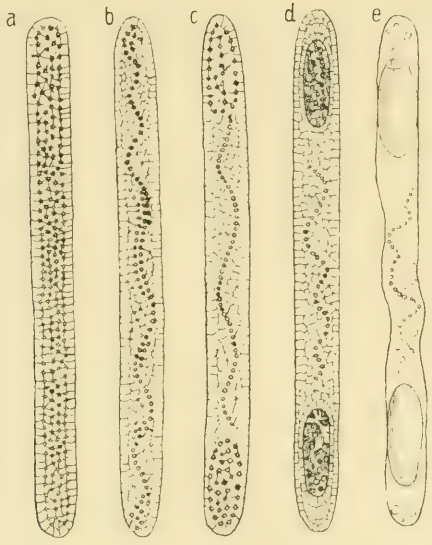


Fig. K.

Sporenbildung bei *Bacillus bütschlii* nach Schaudinn.

der Chromosomen, die Metaphasen und die Prophasen, hereinziehen dürfen. Wenn es sich in den Telophasen nur um Dichtigkeitsunterschiede handelt, so wird das Gleiche vermuthlich auch für diese frühern Phasen Gültigkeit haben, und wir werden also die Annahme aussprechen dürfen, dass die Chromosomen auch hier schon einen dicht wabigen Bau besitzen und also hinsichtlich ihrer Organisation mit grössern Bakterienformen, namentlich mit dem kürzlich von Schaudinn (1902) beschriebenen *Bacillus bütschlii*, übereinstimmen (Fig. Ka). Ob das Chromatin den Wabenwänden in Form kleinster Körnchen ein- oder angelagert ist, wie beim *Bacillus bütschlii*, oder ob die Alveolarflüssigkeit von Chromatin durchtränkt ist oder ob schliesslich, wie Grégoire u. Wygaerts annehmen, die stärkere Färbung der Chromosomen überhaupt nur eine Folge des dichtern Wabengefüges

ist, mag dahin gestellt bleiben. Ich möchte mit Rücksicht auf die Beschaffenheit der ruhenden Kerne die erstere Annahme für die wahrscheinlichste halten.

Ein sicherer Beweis für die Richtigkeit der Auffassung, dass die Chromosomen bereits in den frühern Stadien einen alveolären Bau besitzen, ist mit den heutigen Hülfsmitteln so wenig zu erbringen, als wir im Stande sind, einen Einblick in die Organisation des in das Ei eindringenden Spermakopfes zu erlangen. Wenigstens gilt dies für die überwiegende Mehrzahl der Objecte. Indessen wurde bereits oben angedeutet, dass bei Formen mit besonders grossen Chromatinelementen, z. B. bei der Siredon-Larve, die Chromosomen nahezu in allen Phasen ihrer Entwicklung eine grössere oder geringere Anzahl von Alveolen oder Vacuolen erkennen lassen. Noch deutlicher scheint der alveoläre Bau der Chromosomen in den Blastomeren des Axolotleies hervorzutreten, wie sich aus den Angaben EISMOND's (1898) ergiebt. EISMOND sah bei seinem mit Chrom-Essigsäure oder Salpetersäure fixirten Material neben vollständig homogenen Chromosomen solche mit ausgesprochen alveolärer Structur. Dieselben erinnerten vielfach vollkommen an das Bild des ruhenden Kerns, und EISMOND ist der Ansicht, dass diese alveolären Chromosomen aus den homogenen durch progressive Imbibition ihre Entstehung nehmen.

Manche Vorkommnisse besonderer Art lassen sich von dieser Annahme aus leicht verstehen, so z. B. die von VAN DER STRICHT (1898, p. 413) beschriebene blasige Deformation, welche die Chromosomen der ersten Richtungsspindel von *Thysanozoon* zuweilen erleiden. Auch die bekannten von CARNOY u. LEBRUN, R. FICK und LUBOSCH [1]) für das Tritonenkeimbläschen beschriebenen Figuren, welche auf einen engern Zusammenhang zwischen Chromatin- und Nucleolarsubstanz hinzuweisen scheinen, dürften hier ihre Stelle finden. Die eigenthümliche Form dieser Chromatinfiguren (Fig. L), besonders auch ihre Unbeständigkeit und Unregelmässigkeit (vgl. LUBOSCH, 1902, p. 758), findet vielleicht in der Weise

Fig. L.

Nucleolen von *Triton* „en résolution" nach CARNOY u. LEBRUN.

1) Vgl. die Zusammenstellung bei LUBOSCH, 1902, p. 757.

ihre Erklärung, dass während des so lange dauernden Keimbläschenstadiums einzelne Abschnitte der aus dem Kerngerüst sich hervor arbeitenden Chromosomen vorübergehend und gewissermaassen verfrüht eine blasig-vacuoläre Beschaffenheit annehmen, ebenso wie dies bei den *Thysanozoon*-Chromosomen in der Wochen und Monate anhaltenden „Bereitschaftsstellung" der ersten Richtungsspindel der Fall sein kann. Mit den blasigen Anhängseln und Auftreibungen der Chromosomen haben selbstverständlich die echten, in den spätern Stadien gewöhnlich peripher gelegenen Nucleolen nichts Directes zu schaffen.

Die Aehnlichkeit der Chromosomen mit den Bakterien ist eine um so grössere, als auch den erstern von manchen Autoren eine Membran oder Lininhülse zugeschrieben wird, innerhalb deren eine Contraction des Chromosomenleibes in Folge der Wirkung der Reagentien erfolgen kann. Es sei hier nur kurz auf die neuern Angaben von Guyer (1900, p. 22) und Calkins (1895, p. 12) verwiesen.

Entstehung der Chromosomen. Wir sind jetzt bei der für uns wichtigsten Frage angelangt, in welchem genetischen Zusammenhange die Chromosomen der verschiedenen auf einander folgenden Kerngenerationen stehen.

Wir haben gesehen, dass der Kern als ein Compositum von Theilkernen oder Idiomeren seine Entstehung nimmt. Die Befunde bei den Copepoden und die neuern Beobachtungen bei hybriden Formen zeigen ferner, dass mindestens die beiden als Gonomeren bezeichneten Chromosomengruppen als räumlich und functionell selbständige Territorien oder, um einen von Sachs eingeführten Ausdruck wieder aufzunehmen, als autonome Energiden zweiter Ordnung innerhalb des Gesammtkerns fortbestehen. Da nun aber der gonomere Kernzustand gewissermaassen nur einen speciellen Fall des idiomeren darstellt, so gelangen wir zunächst zu der Auffassung, dass auch die einzelnen Chromosomen oder Idiomeren als selbständige Territorien im ruhenden Kerne fortbestehen. Membranartige Abgrenzungen zwischen diesen Territorien sind allerdings im ruhenden Kerne nicht zu erkennen, auch scheint die freie Beweglichkeit der echten Nucleolen gegen das Vorhandensein solcher Abgrenzungen zu sprechen. Wollte man trotzdem versuchen, sich eine Vorstellung

von einer morphologischen Unabhängigkeit dieser Territorien zu machen, so müsste man auf Verschiedenheiten in ihrem molecularen Aufbau oder in den physikalischen Verhältnissen zurück greifen. Wie dem auch sei, jeden Falls scheint mir die Annahme einer physiologischen Autonomie, also die Vorstellung, dass die ursprünglich räumlich gesonderten Territorien wenigstens als *physiologische Centren* fortbestehen, kaum auf grössere Schwierigkeiten zu stossen als die Annahme von Energiden in thierischen oder pflanzlichen Syncytien.[1])

Als Stützen für diese Auffassung, welche sich im Wesentlichen mit der BOVERI'schen decken dürfte, können die bekannten Beobachtungen von VAN BENEDEN, RABL und BOVERI herangezogen werden, wonach die Chromosomen in den Prophasen der Theilung beinahe oder vollständig in der nämlichen Stellung wieder erscheinen, welche sie in den Telophasen der vorhergehenden Theilung eingenommen hatten. Ich selbst habe mich bei den Siredon-Kernen davon überzeugen können, dass das dichte, feinfädige Spirem bereits in den allerersten Anfangsstadien in bestimmten Zügen oder Zonen orientirt erscheint, welche ihrer Zahl und Anordnung nach den Schleifen der Telophasen entsprechen (Fig. M).

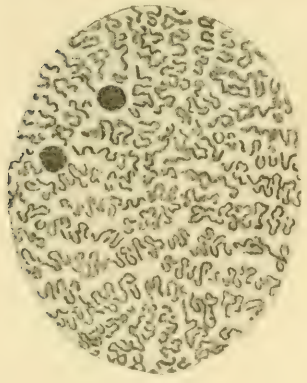


Fig. M.
Frühestes Spirem-Stadium bei Siredon.

Auf welche Weise findet nun die Neubildung der Chromosomen statt? Wir haben bei der Beantwortung dieser Frage im Auge zu behalten, dass sich die verschiedenen Kernformen hinsichtlich ihres Verhaltens in den Prophasen der Theilung hauptsächlich in zweierlei Richtungen unterscheiden können, einmal in Bezug auf die *Menge* der im ruhenden Kerne vorhandenen Chromatinkörnchen, und zweitens in Bezug darauf, ob bei der Neubildung der Chromosomen *die ganze Kernsubstanz* oder nur *ein Theil* derselben Verwendung findet.

1) Es liegt nahe, zum Vergleich die Auffassung derjenigen Nerven-Histologen heranzuziehen, welche, im Gegensatz zu den Anhängern der Neuronenlehre, eine morphologische Continuität des Fibrillennetzes im ganzen Nervensystem trotz des zweifellosen Bestehens einer physiologischen Localisation annehmen.

In ersterer Hinsicht sei nur auf die grossen Unterschiede hingewiesen, welche bei Siredon die blassen, sehr chromatinarmen Kerne der untern Epidermislage und die dunklen, mit sehr zahlreichen Chromatinkörnchen ausgestatteten Kerne der obern Schicht zeigen.[1]) In letzterer Hinsicht mögen einerseits die Beobachtungen von Grégoire u. Wygaerts angeführt werden, nach welchen bei Trillium die Chromosomen einfach durch zonenweise Verdichtung und Homogenisirung der alveolär-reticulären Kernsubstanz, also unter vollständigem Verbrauch derselben, ihre Entstehung nehmen, andrerseits auf die neuen Befunde von Calkins (1902), welcher im Keimbläschen und in den Furchungskernen von *Crepidula* die Chromosomen durch Aneinanderreihung eines verhältnissmässig kleinen Theils der Chromatinkörnchen hervorgehen sah, während der Rest der letztern, im Keimbläschen sogar ihre überwiegende Mehrheit, sich auflöst oder ins Cytoplasma übertritt.

Noch ein dritter Punkt sei hier erwähnt, nämlich die beinahe immer zu constatirende beträchtliche Vermehrung der Chromatinkörnchen vor der Chromosomenbildung. Es sei auch hier auf das Siredon-Epithel verwiesen, wo die Kerne unmittelbar vor der Spiremhildung eine reichliche Vermehrung der färbbaren Körnchen und eine gleichmässige Vertheilung derselben durch den ganzen Kernraum zeigen.

Unter Berücksichtigung dieser drei Punkte wird man wohl sagen dürfen, dass 1. in den Prophasen der Kerntheilung eine Vermehrung der Chromatinkörnchen stattfindet, dass 2. innerhalb jedes selbständigen Kernterritoriums und zwar in dessen axialer Zone ein grösserer oder kleinerer Theil der Chromatinkörnchen sich in Form eines geschlängelten Bandes oder eines in engen Windungen um eine imaginäre Axe angeordneten Fadens[2]) zusammenschliesst, und dass 3. die axialen, mit den Chromatinkörnchen beladenen Partien jedes Kernbezirks von dem

1) Vgl. meine frühere Schrift, 1902, tab. 4, fig. 44.

2) Hier finden sich wohl alle Uebergänge zwischen schwach wellig verlaufenden Chromosomenanlagen, zwischen den nach Art eines Vas deferens aufgeknäuelten Fäden bei Siredon und den bekannten „Lampenbürsten“ im Tritonen-Keimbläschen. Sollten bei der Erzeugung dieser verschiedenartigen Gebilde nicht Wachsthumshindernisse eine Rolle spielen?

peripheren Reste desselben als junge Chromosomen herausdifferenzirt oder abgespalten werden. In der Mehrzahl der Fälle würden danach die neuen Chromosomen endogen, d. h. innerhalb der alten Kernterritorien, ihre Entstehung nehmen und so auch in diesem Punkte zum Vergleich mit den Bakterien, insbesondere mit dem *Bacillus bütschlii*, herausfordern. Bei dieser Form gestaltet sich nämlich nach SCHAUDINN die Sporenbildung in der Weise, dass die färbbaren Körnchen des Bacillus grösser werden und sich dann, unter der Wirkung einer Plasmaströmung, in den axialen Theilen des Stäbchens zusammenstauen, um daselbst die Configuration eines geschlängelten Bandes anzunehmen (Fig. Kb). An den beiden Enden des Bandes finden stärkere Gruppirungen von Körnchen statt (Fig. Kc), und aus diesen gehen die beiden Sporen als endogene Plasmadifferenzirungen hervor, während die mittlern Partien des Bandes bis auf eine schmale Körnerreihe verbraucht werden (Fig. Kd—e). Bei *Bacillus bütschlii* findet also, im Gegensatz zu den meisten andern Bakterien, die gleichzeitige Bildung zweier Sporen statt, und zwar kommen dieselben als terminale Differenzirungen einer zunächst einheitlichen Anlage zu Stande. Abgesehen von der damit verbundenen Complication des Vorgangs scheint mir die Sporenbildung bei *Bacillus* eine ziemlich weit gehende Analogie zur Chromosomenbildung zu zeigen, namentlich was die bandförmige Gruppirung der Körnchen und die Herausdifferenzirung der Grundsubstanz der Sporen aus dem mütterlichen Plasma anbelangt.

Nach dieser Auffassung würden also die jungen Chromosomen nicht dieselben Individuen wie die alten darstellen, sie bilden nicht deren einfache Fortsetzung, sondern sie stehen zu ihnen im Verhältniss der Tochter zur Mutter, der Spore zum Mutterorganismus. Die Individualitätshypothese würde sich somit zu einer Successionshypothese umgestalten, in so fern in den meisten Fällen nur ein Theil der Grundsubstanz der alten Chromosomen, beziehungsweise der Idiomeren oder Kernbezirke, in die Differenzirung der neuen Chromosomen eingeht. Die Continuität der Kerntheile liegt demnach in der Grundsubstanz, welche dem Achromatin oder Linin, zum Theil wohl auch dem Plastin der Autoren entspricht; die Chromatinkörnchen dagegen weisen schon durch ihre ausserordentlich wechselnde Menge darauf hin, dass ihnen das Attribut der Continuität oder Autonomie nur in beschränktem Maasse beigelegt werden kann.

In vielen Fällen, so namentlich in manchen Keimbläschen, findet die Differenzirung und vollständige Abgliederung der jungen Chromosomen sehr frühe statt. Im Stadium der „Diakinese" sind dann die innerhalb der einzelnen Kernterritorien gebildeten Chromosomen noch längere Zeit in der Kernmembran eingeschlossen, wie die Sporen eines Sporozoons in der Cystenhülle. Auf viele andere Varianten, auf die Bildung eines zusammenhängenden Fadenknäuels, auf die Verdoppelung der Chromosomen bei parthenogenetischen Eiern, auf die Elimination von Chromatintheilen u. s. w., will ich hier nicht weiter eingehen, obwohl es verlockend sein würde, zu zeigen, dass manche dieser Erscheinungen von den gewonnenen Gesichtspunkten aus sich in einfacherer Weise erklären lassen, als dies bisher möglich war.

Wie oben angedeutet, kam es mir bei diesen Ausführungen wesentlich darauf an, dem möglichen Einwurfe zu begegnen, dass eine Verknüpfung der Bastardlehre mit der Geschlechtszellenforschung wegen unzureichender Begründung der Individualitätshypothese zur Zeit noch nicht angebracht sei. Bei dieser Sachlage konnte es sich also auch nur um einen Entwurf handeln, durch welchen verschiedene, zum Theil auch von andern Autoren zum Ausdruck gebrachte Anschauungen in einer neuen Combination mit einander verbunden werden sollten. Die wesentlichsten dieser Anschauungen sind, kurz zusammengefasst, folgende:

1. Die Rückverlegung des Schwerpunktes der Continuitätsfrage von der Chromatinsubstanz auf das alveolär oder alveolär-reticulär structurirte Grundplasma des Kerns und der Kerntheile;

2. die Annahme einer alveolären Structur und damit einer bakterienähnlichen Organisation der Chromosomen;

3. die Annahme, dass die Neubildung der Chromosomen auf endogenem Wege die Regel bilde (Successionshypothese).

Es ist klar, dass die hier zusammengefassten Anschauungen auch zu einer Modification oder wenigstens einer Einschränkung des Satzes führen, wonach die eigentliche Vererbungssubstanz, das Idioplasma Nägeli's, durch das Chromatin repräsentirt werde, jedoch scheint es mir ausserhalb der Aufgabe dieses Aufsatzes zu liegen, in hypothetische Erörterungen über die wechselseitigen Beziehungen zwischen Grundplasma und Chromatin und die Rolle, welche diese beiden Substanzen bei der Vererbung spielen, einzugehen.

Ungleichwerthigkeit der Chromosomen. Bekanntlich ist BOVERI (1902) auf Grund seiner Versuche am Seeigelei zu der Anschauung gelangt, dass die einzelnen Chromosomen verschiedene Qualitäten besitzen, dass demnach die Anlagen der verschiedenen Charaktere, aus welchen sich der Eigenschaftencomplex einer Art zusammensetzt, nicht sämmtliche in jedem einzelnen Chromosom enthalten, sondern dass sie auf die verschiedenen Chromosomen vertheilt sind. Für die normale Entwicklung genügt daher nicht eine bestimmte Zahl, sondern es ist eine bestimmte Combination von Chromosomen nöthig. Aehnliche Anschauungen hat, wie wir sahen, SUTTON (1903) aus der Beobachtung gewonnen, dass in den Geschlechtszellen von *Brachystola* die Chromosomen in ganz bestimmten Grössenabstufungen auftreten. Die verschiedene Grösse der Chromosomen würde danach mit der verschiedenen Rolle zusammenhängen, welche dieselben in der Entwicklung spielen.

Es liegt keine Veranlassung vor, die Richtigkeit der Schlussfolgerungen BOVERI's anzufechten oder in seinen Versuchen irgend welche versteckt liegende Fehlerquellen zu muthmaassen, und ebenso wenig wird die Möglichkeit der SUTTON'schen Deutung bestritten werden können.

Indessen wird man die Frage erheben dürfen, ob sich die Schlüsse der beiden Autoren unter allen Umständen auf andere Formen übertragen lassen und ob es sich bei ihren Objecten nicht vielleicht um specielle Fälle einer allgemeinern Erscheinung handelt.

In der That würden sich bei dem Versuch, die BOVERI-SUTTON'sche Hypothese zu verallgemeinern, Schwierigkeiten ergeben, die sich namentlich auf die gegenseitige Abgrenzung der einzelnen elementaren Eigenschaften einer Art beziehen.

Es ist theoretisch selbstverständlich möglich und, wie wir sahen, sogar ein analytisches Erforderniss, den Eigenschaftencomplex eines Organismus in seine Elemente aufzulösen, ohne dass ein „Ding an sich" übrig bleibt, aber, in Folge der zahlreichen correlativen Beziehungen zwischen den einzelnen Charakteren scheint es fast unmöglich zu sein, sich eine gruppenweise Localisation der betreffenden Anlagen in den verschiedenen Chromosomen vorzustellen. Allerdings müssen wir uns jede einzelne Eigenschaft durch ein bestimmtes im Keim bestehendes Structurverhältniss, durch ein bestimmendes System, eine Determinante im Sinne WEISMANN's bedingt denken, aber diese Structurverhältnisse können unmöglich so fest localisirt sein wie

etwa die Fixsterne am Firmamente, sondern sie greifen sicherlich in der mannigfachsten Weise in einander über und sind von einander abhängig, mindestens in dem Sinne, in welchem die Bahnen der Planeten durch die Nachbarn bestimmt und gestört werden können. Welche Schwierigkeiten ergeben sich zudem bei der Vorstellung, dass die Anlagen so verschiedener Formen wie der Weinbergschnecke, der Feuerwanze (*Pyrrhocoris*), des Salamanders und der Lilie jedesmal auf die gleiche Anzahl von Chromosomen, nämlich auf 24, vertheilt sein sollen; und wie würde es zu erklären sein, dass gerade die Zahlen 12, 16, 24 so häufig wiederkehren oder dass bei einem Thier von so einfacher Grundform, wie bei der zu den Radiolarien gehörigen *Aulacantha scolymantha*, gerade die höchste bisher bekannte Chromosomenzahl, nach den Untersuchungen von Borgert etwa 1000, auftritt?

Angesichts aller dieser Schwierigkeiten wird man sich die zweite Frage vorlegen, ob die vergleichende Betrachtung der morphologischen Verhältnisse und die Berücksichtigung der Vererbungserscheinungen nicht etwa zu andern allgemeinern Vorstellungen führt, von welchen aus vielleicht der Boveri'sche und Sutton'sche Fall als Specialfälle verstanden werden können.

Der Umstand, dass die Chromosomenzahlen der Thiere und Pflanzen in der Mehrzahl der Fälle zwei einfachen Zahlenreihen, dem „Zweiersystem" (Boveri'sche Reihe, 2, 4, 8, 16, 32 . . .) und dem „gemischten Zweier- und Dreiersystem" (6, 12, 18, 24 . . .) angehören, scheint zunächst darauf hinzuweisen, dass die Chromosomenzahl auf irgend welchen Stufen der Phylogenese als das Product von Vermehrungsvorgängen entstanden ist, wie denn auch bei niedern Organismen, z. B. bei den Pandoraceen und Hämosporidien, obige Zahlen vielfach als die Endzahlen der Vermehrungsthätigkeit auftreten. In Uebereinstimmung mit dieser Anschauung steht die Beobachtung, dass im Keimbläschen von *Canthocamptus* die Segmentirung des zunächst einheitlichen Doppelfadens in einem bestimmten Rhythmus, nämlich mittels der Divisoren 2, 3, 2, 2 erfolgt, und dass auf der andern Seite bei der Furchung von *Cyclops brevicornis* die successive Verschmelzung der Idiomeren augenscheinlich nach einem ähnlichen Rhythmus vor sich geht.

Die erwähnten Thatsachen und nicht minder die augenscheinliche morphologische Gleichförmigkeit, welche bei den meisten Objecten

die Chromosomen und namentlich die Idiomeren zeigen (vgl. die nach BOVERI copirte Fig. F, S. 219), lassen offenbar auf eine Gleichwerthigkeit der Chromosomen in vererbungsgeschichtlicher Hinsicht als die am nächsten liegende Annahme schliessen. Wir gelangen damit zunächst zu der von WEISMANN vertretenen Ansicht zurück, wonach jedes Chromosom den gesammten Anlagencomplex der Art beherbergt und demgemäss nur individuelle Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Chromosomen bestehen.

Was die Ursachen dieser individuellen Verschiedenheiten anbelangt, so hat WEISMANN bekanntlich dieselben theils in der Amphimixis, theils in passiven, die homologen Determinanten in verschiedener Weise treffenden Ernährungsschwankungen gesucht (1902, V. 2, p. 141).

Eine dritte Quelle für diese Verschiedenheiten liegt vielleicht in den neuerdings ermittelten morphologischen Verhältnissen, deren Kenntniss wir namentlich den amerikanischen Forschern verdanken.

Es ist bekannt, dass nahe verwandte, zu derselben Gattung oder Familie gehörige Formen vielfach in Bezug auf die Chromosomenzahl differiren. So besitzt *Cyclops brevicornis* 12 bivalente oder 24 univalente Chromosomen, während die von RÜCKERT untersuchte pelagische Form von *Cyclops strenuus* nur 22 aufweist. Noch drastischer sind die Beispiele, welche MONTGOMERY in seiner verdienstvollen, hauptsächlich diese Punkte berücksichtigenden Monographie (1901) gegeben hat. Danach schwankt z. B. innerhalb der Familie der Pentatomiden die Chromosomenzahl zwischen 12 und 16, und zwar ist die Zahl 14 die häufigste. In der Familie der Coreiden finden wir neben einander 11, 12 und 20 Chromosomen.

Es wird wohl Niemand daran zweifeln, dass in dem Falle von *Cyclops* die Zahlen 24 und 22 irgendwie phylogenetisch zusammenhängen und dass dasselbe für die Zahlenreihe 12, 14, 16, die man bei den Pentatomiden findet, Geltung hat. Man könnte nun zunächst daran denken, dass die vom Zweier- und vom gemischten Zweier- und Dreiersystem abweichenden Zahlenwerthe (14, 22 u. s. w.) auf Kreuzungen zurückzuführen sein, und dabei an die bekannten von BOVERI, HERLA und ZOJA beschriebenen *Ascaris*-Bastarde mit drei Chromosomen erinnern. Aber dadurch wird offenbar das Problem nur um eine Stufe zurück verschoben, und es erhebt sich sofort die

Frage, auf welche Weise die verschiedenen Zahlen der muthmaasslichen Stammformen solcher Kreuzungen (12 und 16, 2 und 4) zu Stande gekommen sind.

Vielleicht lässt sich die Frage dahin beantworten, dass diese innerhalb einer Familie oder Gattung auftretenden Differenzen durch eine im Laufe der Phylogenese sich vollziehende Elimination, einen allmählichen Abbau einzelner Chromosomen zu Stande kommen. Ebenso, wie bei segmentirten Thierformen die homologen, ursprünglich gleichwerthigen Metameren von einem Körperende aus nach und nach eine Rückbildung erfahren können, und ebenso, wie bei den Eiern mancher Räderthiere, Anneliden und Mollusken eine stufenweise Umbildung gewisser Blastomeren zu Zwergzellen zu verfolgen ist, so kann auch innerhalb dieser oder jener Thier- und Pflanzengruppe eine allmähliche Zurückbildung bestimmter Chromosomenindividuen erfolgen. Dieser phylogenetische Rückbildungsprocess wird nun nach meiner Ansicht illustrirt durch die von Montgomery und Sutton bei Hemipteren und Orthopteren beschriebenen Verhältnisse. Wenn Montgomery bei *Protenor belfragei* durch die Reihe der spermatogenetischen Theilungen hindurch, abgesehen von den „Chromatin-Nucleoli", drei verschiedene Grössenabstufungen von Chromosomen verfolgen konnte und Sutton bei dem Acridier *Brachystola* eine ganze Scala von solchen beobachtete, so hat man es hier, wie ich glaube, in erster Linie mit Rückbildungsprocessen der vorhin erwähnten Art zu thun. Ins Besondere dürften die „Chromatin-Nucleoli" oder „accessorischen Chromosomen", welche sich bei der Theilung wie echte Chromosomen verhalten, von diesen aber durch ihre tinctoriellen Eigenschaften und ihre rundliche Gestalt unterschieden sind, eine der letzten Phasen der Rückbildung zur Anschauung bringen, wie sie denn auch schon von Paulmier (1899) als „degenerate chromosomes" gedeutet worden sind. Das eigenthümliche Verhalten dieser Elemente während der Reifungstheilungen, namentlich ihre asymmetrische Vertheilung auf die Geschlechtszellen, weist ins Besondere auf den Weg hin, auf welchem die endgültige Elimination dieser Gebilde erfolgen könnte.

Nun kann man sich vorstellen, dass die auf verschiedenen Stufen der Umbildung begriffenen Chromosomen einer Thier- oder Pflanzenform in verschiedenem Grade durch die Einwirkung äusserer Factoren getroffen und abgeändert werden, dass z. B. durch diejenigen klimatischen Factoren, durch welche eine vermehrte Disposition zur Pigmentbildung hervorgerufen wird, einzelne Chromosomen in hohem

Maasse, andere nur wenig und wieder andere gar nicht beeinflusst werden. Ich möchte daraus die Folgerung ziehen, dass nicht nur die verschiedene Ascendenz der einzelnen Chromosomen, sondern auch ihr besonderer phylogenetischer Zustand ein verschiedenes Verhalten derselben gegenüber äusseren Bedingungen zur Folge hat. Auf diese Weise würde eine weitere Quelle für die individuellen Verschiedenheiten der Chromosomen gegeben sein.

Wenn wir zugeben, dass die Glieder eines Chromosomencomplexes zum Theil in einer Art von phylogenetischer Rückbildung begriffen sein können, so ergiebt sich von selber die weitere Möglichkeit, dass mit dieser Umbildung auch eine Arbeitstheilung verbunden ist. Ebenso wie bei segmentirten Thierformen aus dem homonomen Zustand die Heteronomie der Metameren abgeleitet werden kann, so kann man sich leicht die Vorstellung machen, dass wenigstens einige Qualitäten eine Concentrirung auf bestimmte Chromosomen erfahren. Offenbar steht also der Ansicht MONTGOMERY's nichts im Wege, dass die Chromatin-Nucleoli für eine metabolische Function specialisirt sind, und ebenso wenig ist etwas gegen die Hypothese von MCCLUNG einzuwenden, der zu Folge das accessorische Chromosom, je nachdem es in den definitiven Geschlechtszellen vorhanden ist oder nicht, das männliche oder weibliche Geschlecht der Keime bestimme. Bis zu welchem Umfange eine derartige Arbeitstheilung eintreten und auf welche speciellen Qualitäten sich die Gültigkeit der BOVERI-SUTTON'schen Hypothese erstrecken kann, das müsste für jeden einzelnen Fall der speciellen Untersuchung überlassen werden. Durch die Experimente BOVERI's ist bereits der erste erfolgreiche Schritt auch in dieser Richtung geschehen.

Das Gesammtergebniss der in diesem Abschnitte angestellten Ueberlegungen lässt sich in folgenden Sätzen zusammenfassen: die regelmässigen Chromosomenzahlen der meisten Thier- und Pflanzenformen sind ursprünglich das Product von Vermehrungsvorgängen. Als ursprünglichen Zustand haben wir demnach die morphologische und physiologische Gleichwerthigkeit oder Homonomie zu betrachten. Individuelle Verschiedenheiten im WEISMANN'schen Sinne können durch Amphimixis, durch Ernährungsschwankungen oder andere äussere Factoren hervorgerufen werden. Bei gewissen Gruppen kann ein Abbau und eine schliessliche Elimination einzelner Chromosomen stattfinden, wodurch unregelmässige Zahlen geschaffen werden. Mit diesem Uebergang aus dem homonomen Zu-

stand zur morphologischen Heteronomie wird nicht nur die Möglichkeit einer ungleichartigen Beeinflussung der Chromosomen durch äussere Factoren vergrössert, sondern es kann damit eine Arbeitstheilung verbunden sein. Gewisse Qualitäten können auf bestimmte Chromosomen concentrirt werden, so dass eine essentielle Ungleichwerthigkeit im Sinne Boveri's geschaffen wird.

Ungleichwerthigkeit und wechselnde Combination der Chromosomen. Die am Schluss des letzten Abschnittes zusammengestellten Sätze enthalten, wie dem Leser nicht entgangen sein wird, noch einen Widerspruch, dessen Beseitigung unsere nächste Aufgabe sein muss.

Nach den von Weismann (1892, p. 325; 1902, p. 230) entwickelten Anschauungen können die durch die Chromosomen repräsentirten individuellen Vererbungsträger oder Idanten durch die Reductionstheilung in jeder nur denkbaren Weise in zwei Gruppen getheilt werden, und es können daher in die Geschlechtszellen alle möglichen Combinationen von Idanten eintreten. Bei 8 Idanten wären demgemäss 266, bei 12 8073 Combinationen möglich.

Im Gegensatz dazu ist sowohl die Annahme der morphologischen Heteronomie als auch der essentiellen Ungleichwerthigkeit der Chromosomen an die Voraussetzung geknüpft, dass von jeder besondern Sorte von Chromosomen wenigstens eines in jeder Geschlechtszelle vertreten ist. Damit wird selbstverständlich die Zahl der möglichen Combinationen bedeutend verringert.

Es sind hier zwei Thatsachen anzuführen, welche offenbar zu Gunsten der letztern Auffassung und somit also gegen die Weismann'sche Annahme sprechen, soweit es sich nach dieser um eine ganz unbeschränkte Zerlegungsmöglichkeit des Chromosomencomplexes handelt.

Zunächst zeigen meine eignen Befunde bei *Cyclops brevicornis*, dass bei dieser Form jedes einzelne der elterlichen Chromosomen sich mit je einer Hälfte am Aufbau der Geschlechtskerne betheiligt. Seien A, B, C, D die väterlichen und a, b, c, d die mütterlichen Chromosomen, so erhält jede der

Geschlechtszellen von jedem der Chromosomen eine Hälfte. Es wird also stets die Combination

$$\frac{A}{2}, \frac{B}{2}, \frac{C}{2}, \frac{D}{2}, \frac{a}{2}, \frac{b}{2}, \frac{c}{2}, \frac{d}{2}$$

zu Stande kommen, niemals aber eine Combination, in welcher beide Hälften von A oder von einem beliebigen andern Stammchromosom zusammen auftreten. Damit ist nun allerdings keineswegs gesagt, dass die Chromosomencomplexe in sämmtlichen, von einem Individuum producirten Geschlechtszellen die nämliche Zusammensetzung haben, dass also überhaupt keine Verschiedenheiten in der Combination der Chromosomen möglich sind. Vielmehr wissen wir, dass die beiden Hälften nichts anderes sind als ein grossväterlicher und ein grossmütterlicher Antheil, dass sie demnach individuell verschieden sind und dass während der Reifungstheilungen von *Cyclops* zwischen den Chromosomen der beiden Gruppen eine Auswechslung der grosselterlichen Hälften stattfindet, also ein Process, der sehr an die Auswechslung der Wanderkerne bei den Infusorien erinnert. Damit ist selbstverständlich die Möglichkeit für eine ganze Anzahl von Neucombinationen gegeben.

Besteht z. B. das väterliche Stammchromosom A aus den beiden grosselterlichen Hälften A' und A", das mütterliche Chromosom a aus den Hälften a' und a", so kann die Paarung der Stammchromosomen und die Auswechslung der Einzelchromosomen entweder nach dem Schema

$$\overset{\frown}{\begin{matrix} A' & a' \\ A'' & a'' \end{matrix}} \text{ oder nach dem Schema } \overset{\frown}{\begin{matrix} A' & a'' \\ A'' & a' \end{matrix}}$$

erfolgen, und das Nämliche gilt für jedes andere Chromosomenpaar Bb, Cc, Dd.

Der bei *Cyclops* beobachtete Reductionsmodus erfüllt demnach nach zweierlei Richtung hin ein theoretisches Postulat: er schliesst thatsächlich die Möglichkeit in sich, dass von jeder Sorte von Chromosomen, mag es sich bloss um eine morphologische Heteronomie oder um eine essentielle Ungleichwerthigkeit handeln, je ein Element jeder Geschlechtszelle zugewiesen wird, und er macht andrerseits die von WEISMANN geforderte Mannigfaltigkeit von Combinationen, wenn auch allerdings nicht in dem ganzen von WEISMANN angenommenen Umfange, wahrscheinlich.

Die zweite hierher gehörige Thatsache ist die von Sutton festgestellte paarweise Vereinigung je zweier morphologisch gleichartiger Elemente in der Synapsis und ihre Verabschiedung in der Reductionstheilung. Sind alle Voraussetzungen und Annahmen richtig, welche Sutton mit seinen Befunden verknüpft hat, so würden wir auch hier einen Fall vor uns haben, in welchem die Ausstattung jeder Geschlechtszelle mit je einem Chromosom von jeder Sorte garantirt ist und in welchem trotzdem die Möglichkeit für eine ziemlich grosse Anzahl von Combinationen vorliegt.

Durch diese Betrachtungen scheint mir der am Anfang dieses Abschnittes erwähnte Widerspruch beseitigt zu sein, und damit ist vollends die Bahn frei gemacht für die Behandlung unseres eigentlichen Gegenstandes, für die Verknüpfung der Bastardirungserscheinungen mit den cytologischen Verhältnissen.

Chromosomen-Bewegungen und Bastardirung. Es soll nunmehr der Versuch gemacht werden, zu zeigen, dass die vorliegenden cytologischen Thatsachen, insbesondere der bei den Copepoden festgestellte Reductionsmodus, eine viel mehr ins Einzelne gehende Uebereinstimmung mit den Ergebnissen der Bastardforschung zeigen, als dies in den von meinen Vorgängern aufgestellten Hypothesen zum Ausdruck kommt.

Die hauptsächlich in Betracht kommenden morphologisch-physiologischen Momente sind folgende:

Die Fortdauer des gonomeren Zustandes vom befruchteten Ei bis zum Beginn der Reifungsperiode, wie sie zunächst für die Copepoden festgestellt wurde, seitdem aber mit immer zunehmender Wahrscheinlichkeit für weite Gebiete angenommen werden kann (Autonomie der Gonomeren);

die Paarung der elterlichen Stammchromosomen und die Auswechslung der grosselterlichen Theilchromosomen bei *Cyclops* (Symmixis)[1]);

die Möglichkeit einer wechselnden Combination der Chromosomen oder Idanten in den auf einander folgenden Generationen, insbesondere der Nachweis einer erst bei den Enkeln hervortretenden

1) Siehe oben S. 192.

Neucombination der grosselterlichen Elemente (beschränkte Combinationsmöglichkeit);

die Möglichkeit, dass trotz dieser wechselnden Combinationen gewisse, sei es durch rein morphologische, sei es durch qualitative Besonderheiten gekennzeichnete Chromosomen von Generation zu Generation stetig weiter geführt werden und also jedem neu combinirten Chromosomencomplex einverleibt bleiben (beschränkte Constanz der Chromosomencomplexe);

die von SUTTON für *Brachystola* bewiesene Affinität zwischen gleichwerthigen Elementen (Affinität zwischen homologen Elementen);

die durch die Beobachtung bei den Bastarden sicher gestellte Abneigung heterogener Gonomeren, während der Reifungsperiode engere Beziehungen einzugehen (Repulsion zwischen heterogenen Gonomeren).

Zu diesen, wenigstens für einzelne Fälle erwiesenen sechs Sätzen kommt noch die aus dem letzten Satz abgeleitete Annahme, dass heterogene Chromosomen im Allgemeinen nicht in die Syndesis und Symmixis eintreten, sowie die früher entwickelte, mit gewissen Vererbungserscheinungen in Einklang stehende Zusatzhypothese, dass durch die Wirkung äusserer Factoren nicht immer alle, sondern zunächst nur bestimmte Chromosomengruppen beeinflusst werden, eine Anschauung, welche in ähnlicher Form bereits in den WEISMANN'schen Schriften zu finden ist.

Bei unserm Versuche, die bei den Art- und Rassekreuzungen sich abspielenden Vorgänge morphologisch begreiflich zu machen, werden wir von der Annahme ausgehen, dass thatsächlich sämmtliche oben angeführten Sätze für irgend eine beliebige Thier- oder Pflanzenform Gültigkeit haben, und werden uns ausserdem auf den allgemeinern Fall beschränken, dass die Chromosomen nur individuelle Verschiedenheiten im Sinne WEISMANN's aufweisen.

Wir nehmen als Ausgangspunkt eine längere Zeit hindurch rein gezüchtete Hausthierrasse mit nahezu constant gewordenen Merkmalen und denken uns, dass von dieser Stammrasse (R) eine Anzahl von Thieren aus dem Heimathslande in ein Gebiet mit wesentlich abweichenden klimatischen Verhältnissen verpflanzt werde. Es wird dann, um mit WEISMANN zu reden, eine Umstimmung gewisser Determinanten erfolgen, und zwar werden, nach unserer Hypothese, die betreffenden Determinanten nicht in allen Idanten oder Chromosomen, sondern zunächst nur in einigen derselben beeinflusst werden.

Diese Umstimmung wird, sei es, dass die Idanten mit den abgeänderten Determinanten die Majorität, sei es, dass sie eine stärkere Potenz als die übrigen besitzen, früher oder später in dem Auftreten entsprechender Abänderungen äusserlich zum Vorschein kommen,[1]) so dass eine neue Unterrasse (*r*) gebildet wird.

In einer solchen Unterrasse dürfte, wie die häufig so lange beibehaltene Tendenz zu Rückschlägen zeigt, das Uebergreifen der Umstimmung auf andere Idanten nur ganz allmählich erfolgen, und auch die in der Reifungsperiode von Generation zu Generation vor sich gehenden Neucombinationen werden die Zahl der abgeänderten Idanten im Allgemeinen nicht erhöhen, da die letztern der Regel nach nur mit ihres Gleichen, d. h. mit gleichfalls abgeänderten Idanten, in Symmixis eintreten werden, wie aus dem Satze von der Affinität zwischen homologen Elementen hervorgeht. Es wird demnach eine Art von Inzucht zwischen den abgeänderten Idanten stattfinden, und der Bestand an solchen wird daher langsamer zunehmen, als wenn bei jeder Amphimixis eine unbeschränkte Möglichkeit von Combinationen vorliegen würde.

Aus der beigegebenen Fig. N (A) ergiebt sich das Verhalten der elterlichen Chromosomencomplexe einerseits bei ihrer Gegenüberstellung in den Prophasen der ersten Theilung (vgl. p. 190, Fig. C a), andrerseits in der Aequatorialplatte der zweiten Theilung, also während des Zustandekommens der Symmixis (vgl. Fig. C d). Die schwarz gehaltenen Elemente sind diejenigen, bei welchen die Determinanten in einer bereits wirksamen Weise eine Abänderung erfahren haben, die schraffirten Elemente dagegen sind von der Umstimmung erst in geringerm Grade betroffen. Die Reihe A a zeigt nun, wie sich die väterlichen Elemente jeweils den ihnen homologen mütterlichen Elementen gegenüberstellen, und aus A b geht hervor, wie die Symmixis und Auswechslung der grosselterlichen Hälften eben zwischen diesen homologen Elementen erfolgt, wodurch eine gewisse Constanz in der Zahl der abgeänderten Idanten bedingt wird.

Wir setzen nun weiter den Fall, dass die durch abgeänderte Idanten gekennzeichnete Unterrasse *r* mit der Stammrasse *R* gekreuzt wird, und wenden auf die Geschlechtszellenbildung der

1) Einige weniger bekannte, aber sehr instructive Beispiele, durch welche der Einfluss der geologischen Beschaffenheit des Bodens und der meteorologischen Verhältnisse auf die Umbildung der Hausthierrassen illustrirt wird, finden sich in dem bereits citirten Aufsatze von Dünkelberg (1903).

Bastarde wiederum die Sätze über die Affinität der Elemente an. In den Prophasen der zweiten Theilung werden dann zweierlei Erscheinungen zu Tage treten (Bb): Die nicht-abgeänderten Idanten von *r* werden mit den Idanten von *R* in ganz normaler Weise die Symmixis vollziehen, d. h. die hufeisenförmigen Chromosomen legen

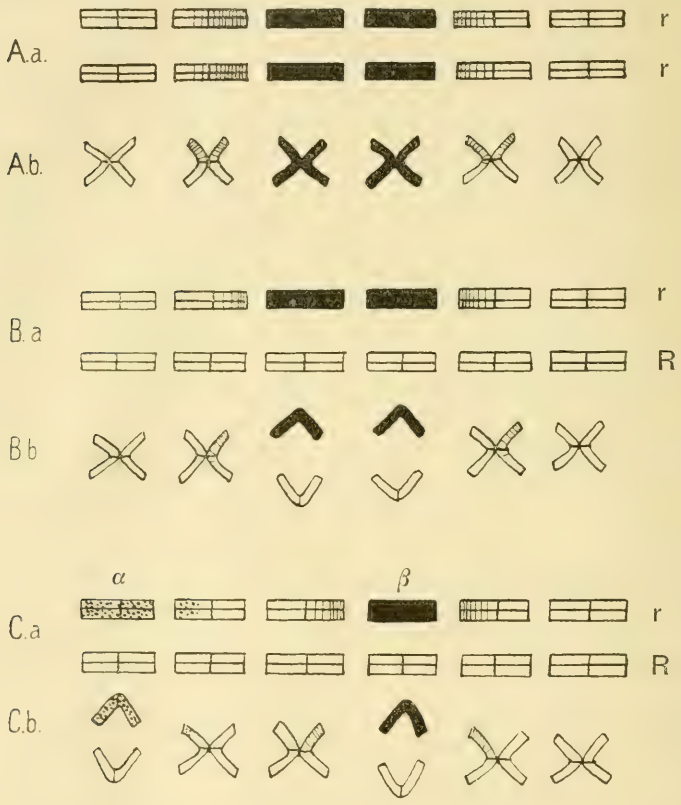


Fig. N.

sich mit ihren Umbiegungsstellen an einander (Bb, linker und rechter Flügel), sie brechen dann in ihre Hälften oder Einzelchromosomen aus einander, und es findet die für den Vorgang der Symmixis charakteristische Auswechslung der letztern statt. Dagegen werden die abgeänderten Elemente von r nach dem Satz von der Repulsion zwischen heterogenen Idiomeren in keine Symmixis mit den für sie

übrig bleibenden Partnern treten, und die Folge wird sein, dass sie ohne vorangegangene Auswechslung auf die Geschlechtszellen vertheilt werden (Bb, Mitte). Findet nun, was bei der strengen Regelmässigkeit der übrigen Vorgänge wahrscheinlich ist, die Vertheilung in der Weise statt, dass bei der dicentrischen Wanderung die gleichsinnig abgeänderten Idanten nach demselben Pole befördert werden, oder ist überhaupt nur ein einziger Idant von r abgeändert, so werden bezüglich der neuen Rassenmerkmale, welche den abgeänderten Determinanten entsprechen, reine Gameten gebildet werden. Es werden demnach im weitern Verlaufe die dem Mendelschen Gesetze folgenden Spaltungen eintreten können.

Nehmen wir nun schliesslich an, dass bei der Unterrasse *r* durch die Wirkung der äussern Factoren zwei verschiedene Idantengruppen beeinflusst worden sind (Ca, r). Es seien z. B. durch die dauernde Wirkung der Insolation gewisse Idanten in der Weise modificirt worden, dass daraus eine veränderte Färbung resultirt, während durch die Wirkung der Trockenheit der Luft, der geologischen Verhältnisse des Bodens oder gewisser Eigenschaften der Futterpflanzen eine zweite Gruppe von Idanten abgeändert und damit die Beschaffenheit des Haarkleides beeinflusst worden ist. In diesem Falle wird sich offenbar der vorhin beschriebene Vorgang wiederholen: ein Theil der *r*-Idanten wird allerdings noch mit den *R*-Idanten in die Symmixis eintreten (Cb, 2., 3., 5. und 6. Paar), dagegen wird bei zwei verschiedenen Gruppen von Idanten (Cb, 1. und 3. Paar) die Paarung und Auswechslung nicht zu Stande kommen, und es werden demnach in zweierlei Hinsicht reine Gametenpaare gebildet werden: Die eine Hälfte der Gameten enthält die Anlage des Unterrassenmerkmales α, der andern fehlt dasselbe, und ebenso werden 50 % aller Gameten Träger der Anlage β sein und zwar unabhängig davon, ob in denselben Gameten die Anlage α vorhanden ist oder nicht. So werden bei der Weiterzüchtung der Bastarde in den Zygoten alle jene Anlagencombinationen zu Stande kommen, welche bei den von Mendel, Correns und Bateson beschriebenen dihybriden Bastardirungen theoretisch erdacht und praktisch beobachtet worden sind, d. h. es werden die auf S. 165 erwähnten Spaltungserscheinungen zu Tage treten.

Es ergiebt sich demnach, dass der bei *Cyclops* festgestellte Reductionsmodus bei Heranziehung der Sätze von der Affinität und Repulsion der Elemente eine befriedigende Erklärung für die Mendelschen Erscheinungen liefert, ohne dass auf die mit grossen Schwierig-

keiten verbundene Annahme einer essentiellen Ungleichwerthigkeit aller Chromosomen oder auf die DE VRIES'sche Hypothese eines Stoffaustausches zwischen den elterlichen Elementen zurückgegriffen werden muss.

Es sei hier noch auf die zweite Verticalreihe (II) der Tafel verwiesen, welche den genauern Verlauf der Reifungstheilungen schematisch wiedergiebt, für den Fall, dass der Chromosomencomplex nur zwei Paare von Chromosomen enthält, von denen das eine (nichtschraffirte) aus einem väterlichen und einem mütterlichen Element von nur individueller Verschiedenheit, das andere (schraffirte) aus zwei heterogenen, in Bezug auf eine bestimmte Determinantengruppe specifisch verschiedenen Elementen besteht (s. Tafel-Erklärung).

Noch in einer andern Richtung gewährt der Reductionsmodus bei *Cyclops* die Möglichkeit einer einfachen Erklärung, und zwar handelt es sich hierbei um Fälle, in denen alle Hypothesen, welche die Bildung reiner Gameten als das normale Verhältniss betrachten, versagen: ich meine die sogenannten constanten Bastardrassen (s. oben S. 176). Wir können uns die Entstehung derselben in der Weise erklären, dass trotz der Verschiedenheiten, welche die Idanten zweier Rassen *r* und *s* aufweisen, unter Umständen doch eine normale Syngamie zwischen ihnen stattfinden kann, nämlich dann, wenn die Affinität zwischen den Idanten, die sexuelle Chromotaxis, trotz der betreffenden Rassenverschiedenheiten nicht geschädigt worden ist. Ein solches Verhältnis würde in der Bastardlehre nicht ohne Analogie dastehen. Ist es doch bekannt, dass in vielen Fällen zwei Formen, welche sehr erhebliche Differenzen aufweisen und in Folge dessen verschiedenen Gattungen zugetheilt werden, unter Umständen dennoch eine sexuelle Affinität zeigen und sich erfolgreich kreuzen können, während andere Formen, deren Differenz ebenso gross oder sogar geringer ist, in keine Verbindung mit einander treten. Ich möchte auf die bekannte Thatsache hinweisen, dass z. B. Pfirsich und Mandel Bastarde bilden, während sich Apfel und Birne nicht kreuzen, sowie auf die zahlreichen in der zoologischen und botanischen Litteratur angeführten Fälle, in welchen reciproke Kreuzungen zwischen zwei Formen verschiedene Resultate liefern.[1])

Als Gegenstück zu den constanten Bastardrassen können in cytologischer Hinsicht die allerdings nicht vollständig sicher gestellten

1) Vgl. hierzu auch DE VRIES, 1903, V. 2, p. 654.

Galton'schen Fälle betrachtet werden, in welchen im Bastarde die Eigenschaften von mehr als zwei Grosseltern vereinigt erscheinen (s. oben S. 177). Auch in Bezug auf die Entstehung dieser Fälle geben, wie wir gesehen haben, die Hypothesen, welche die Reinheit der Gameten als eine normale Erscheinung betrachten, keine Auskunft, während man sich auf Grund der bei *Cyclops* vorliegenden Verhältnisse denken könnte, dass bei solchen Kreuzungen in Folge mangelnder Affinität die Symmixis vollkommen unterblieben ist. Es würden dann bei Weiterzüchtung der Bastarde offenbar alle möglichen Combinationen zwischen den Idanten auftreten können, ähnlich, wie sich dies Weismann als normales Verhalten gedacht hatte, und es wäre damit auch die Möglichkeit gegeben, dass in den Nachkommen mehr als zwei Stammformen mit einander verbunden werden könnten.

Die Galton'schen Fälle führen schliesslich hinüber zu der bekanntlich weit verbreiteten Unfruchtbarkeit der Bastarde. In meiner frühern Arbeit (1902, p. 381 [85]) habe ich zur Erklärung dieser Erscheinung die Annahme gemacht, dass bei ungenügender Affinität zwischen den elterlichen Chromosomen die complicirten Umordnungsprocesse, welche normaler Weise der Reife der Eizellen voran gehen, Störungen erfahren und dass in Folge dessen eine unvollkommene Ausbildung der Geschlechtszellen stattfindet. Unter Berücksichtigung aller Einzelheiten, welche die Reifungserscheinungen im normalen und hybriden Zustande zeigen, bin ich indessen zu der Auffassung gekommen, dass die ungenügende Affinität oder sexuelle Chromotaxis der einzelnen Elemente nicht nothwendiger Weise zu vollständiger Impotenz der Geschlechtszellen führen muss und dass sie zunächst nur die Bildung partiell oder vollkommen reiner Gameten zur Folge hat.

Wenn also die Dinge so liegen, dass in den Prophasen der ersten Theilung eine vollkommene Verschmelzung der Gonomeren stattfindet, dass aber die elterlichen Chromosomen, trotzdem sie nunmehr in einem einheitlichen Kernraum liegen, die Syndesis, beziehungsweise Symmixis verweigern, so werden nach meiner Ansicht Verhältnisse geschaffen, welche nur zur Bildung reiner Gameten und weiterhin zu Mendel'schen Spaltungen führen oder aber in das Gebiet der Galton'schen Fälle gehören. Anders liegt dagegen der Fall, wenn überhaupt keine Verschmelzung der Gonomeren stattfindet und wenn die zwischen denselben bestehende „incompatibility" (Guyer) zur Bildung von eigentlichen Doppelkernen,

Doppelspindeln oder vollständig irregulären Theilungsfiguren führt. In diesem Fall dürften wohl, wie ich in theilweiser Uebereinstimmung mit JUEL, GUYER und CANNON annehmen möchte, Degenerationen aller Art zu Stande kommen, welche zu einer mangelhaften Entwicklung der Geschlechtszellen und damit zur Unfruchtbarkeit der Bastarde führen.

Fassen wir alle hier aufgezählten Fälle übersichtlich zusammen, so gelangen wir zur Aufstellung folgender Reihe:

1. Vollkommene Affinität oder Chromotaxis zwischen sämmtlichen elterlichen Elementen und gleichmässige Symmixis (normale Durchmischung der grosselterlichen Kernantheile bei Reinzucht, eventuell Bildung constanter Bastardrassen);

2. Repulsion zwischen einer väterlichen und einer mütterlichen Chromosomengruppe (Spaltung eines einzigen Merkmalspaares, Bildung von Gameten, welche in Bezug auf dieses Merkmalspaar rein sind; monohybride MENDEL'sche Kreuzungen);

3. Repulsion zwischen mehreren väterlichen und mütterlichen Chromosomengruppen (Spaltung mehrerer Merkmalspaare, Bildung von Gameten, welche in Bezug auf je ein einzelnes Merkmalspaar rein sind; dihybride oder polyhybride MENDEL'sche Kreuzungen);

4. Repulsion zwischen sämmtlichen väterlichen und mütterlichen Chromosomen (unbeschränkte Combinationsmöglichkeit; GALTON'sche Fälle; WEISMANN's Hypothese);

5. Repulsion zwischen den Gonomeren selber, Entstehung von Doppelkernen, Doppelspindeln und irregulären Theilungsfiguren aller Art (Unfruchtbarkeit der Bastarde).

Die Verhältnisse bei den Copepoden, welche zusammen mit den Beobachtungen bei verschiedenen Bastarden die hauptsächliche Grundlage für die Aufstellung obiger Reihe gebildet haben, führen leicht hinüber zu den MONTGOMERY'schen und SUTTON'schen Fällen.

Denken wir uns z. B., dass bei *Cyclops* in der Phase des secundären Keimbläschens (Fig. C a) in Folge irgend welcher Störungen ein Auseinanderweichen der einander opponirten, längs gespaltenen Elemente als solcher erfolgt, dass also die erste Theilung zur Reductionstheilung wird, so haben wir die von MONTGOMERY bei den Hemipteren beobachteten Verhältnisse vor uns.

Stellen wir uns jedoch vor, dass in den Prophasen der zweiten Theilung die Symmixis unterbleibt, so gelangen wir zu einer Modifikation, welche den Beobachtungen von SUTTON bei *Brachystola* entspricht.

Es sei im Uebrigen ausdrücklich betont, dass mit der Hervorhebung dieser Beziehungen keineswegs gesagt sein soll, dass etwa der Typus von *Cyclops* der phylogenetisch ursprüngliche sei. Vielmehr soll damit nur ganz allgemein angedeutet werden, dass zwischen den verschiedenen Typen irgend welche phylogenetische Zusammenhänge bestehen dürften, dass sie also Varianten eines und desselben Grundvorgangs darstellen.

Es wurde in diesem Abschnitt zu zeigen versucht, dass die cytologischen Beobachtungen bei den Copepoden ein verhältnissmässig weites Feld von experimentell erforschten Vererbungserscheinungen decken, ohne dass ein zu grosser Apparat von Hypothesen nöthig wäre. Gegen die beiden hauptsächlich herangezogenen Hülfsannahmen, dass zwischen heterogenen Chromosomen eine Repulsion stattfindet und dass durch die Wirkung äusserer Factoren zunächst nur einzelne Chromosomengruppen beeinflusst werden, lassen sich wohl keine Einwände principieller Natur erheben, es können im Gegentheil eine ganze Reihe theils cytologischer, theils vererbungsgeschichtlicher Thatsachen zu ihren Gunsten angeführt werden.

Es fragt sich nun, ob denn auch wirklich Alles, was auf dem Gebiete der Bastardlehre zur Zeit Geltung hat oder als Hypothese ausgesprochen worden ist, mit der in diesem Abschnitt entwickelten Hypothese im Einklang steht. Ich glaube sagen zu dürfen, dass ich in der Literatur bis jetzt keine Angaben über thatsächliche Beobachtungen gefunden habe, welche sich nicht in zwangloser Weise von den gewonnenen Gesichtspunkten aus erklären liessen, dagegen habe ich namentlich in De Vries' grossem Werke eine Reihe von theoretischen Anschauungen vertreten gefunden, welche, falls ihre Richtigkeit erwiesen würde, zu mehrfachen Einwänden gegen meine Hypothese Veranlassung geben können. So lange es sich aber bei den hierher gehörigen Ausführungen von De Vries mehr um einen Entwurf als um ein fertiges System handelt, darf wohl von einer Erörterung der möglichen Einwände abgesehen werden.

Anders verhält es sich mit Bedenken mehr allgemeiner Natur, welche gegen meine Hypothese erhoben werden können. Man kann die Frage stellen, ob es erlaubt ist, unter Hinweis auf eine Anzahl von morphologischen Thatsachen, welche im Wesentlichen nur bei einer einzigen Gruppe von Thieren festgestellt worden sind, eine Erklärung zu versuchen für die Bastardirungs- und Vererbungserscheinungen, welche bei einer Reihe fern abstehender Thier- und Pflanzenformen zur Beobachtung gelangt sind.

Diesen Bedenken gegenüber darf wohl gesagt werden, dass auf dem Gebiete der allgemeinen Biologie die Zusammenziehung von Thatsachen aus weit aus einander liegenden Formenkreisen kaum mehr einer besondern Begründung bedarf, seit wir wissen, dass so verwickelte Vorgänge wie die Befruchtungs- und Reifungsvorgänge bei den verschiedensten ein- und vielzelligen Thieren und Pflanzen bis in kleinste Einzelheiten hinein übereinstimmen. In unserm speciellen Falle jedoch ist noch besonders zu betonen, dass einerseits zahlreiche Hinweise darauf vorhanden sind, dass die bei den Copepoden beobachteten morphologischen Verhältnisse auch bei zahlreichen andern Formen vorkommen und dass andrerseits die in Frage stehenden Vererbungserscheinungen — es sei nur an die MENDEL-schen Spaltungen erinnert — sowohl bei höhern Thieren als bei Pflanzen in übereinstimmender Weise sicher gestellt worden sind.

Sollten aber auch hierdurch jene Bedenken nicht ganz beseitigt werden, so dürfte doch dieser Versuch, in ein neues Grenzgebiet einzudringen, mit dazu beitragen, den Boden für neue Fragestellungen vorzubereiten, und so, wie schon früher erwähnt wurde, durch Eröffnung möglichst vielseitiger Perspectiven einer allzu frühen Festlegung der theoretischen Anschauungen entgegen wirken.

Ueberlingen a. Bodensee, September 1903.

Nachtrag zu S. 176 (abgeleitete Bastarde). Nach Beendigung der Correctur habe ich nochmals STANDFUSS' Schmetterlingswerk in die Hand nehmen können. STANDFUSS hat verschiedentlich die Bastarde von 2 *Saturnia*-Arten mit einer der Stammformen zurückgekreuzt. Die so erzeugten abgeleiteten Bastarde liessen vielfach im Stadium der Raupe, der Puppe und des Falters einen verstärkten Einfluss der Stammform erkennen, also in ähnlicher Weise, wie dies bei den S. 178 beschriebenen „Dreiviertelbastarden" der Bären der Fall ist. Eine Spaltung der Charaktere im Sinne MENDEL's (vgl. S. 168) ist bei den abgeleiteten *Saturnia*-Bastarden jeden Falls nicht zu erkennen.

Literaturverzeichniss.

Die mit * bezeichneten Arbeiten sind mir unzugänglich gewesen.

1. Ackermann, R., (1898), Thierbastarde. Zusammenstellung der bisherigen Beobachtungen über Bastardirung im Thierreiche nebst Literaturnachweisen, Kassel.
2. Bateson, W., (1902 a), Note on the resolution of compound characters by cross-breeding, in: Proc. Cambridge phil. Soc.
3. Bateson, W. and Saunders, Miss E. R., (1902), Experimental Studies in the Physiology of Heredity, in: Journ. Roy. Soc London 1902. Auch als Sep. erschienen.
4. Boveri, Th., (1902), Ueber mehrpolige Mitosen als Mittel zur Analyse des Zellkerns, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg (N. F.), V. 35.
5. Calkins, G. N., (1895), The spermatogenesis of Lumbricus, in: Journ. Morph., V. 11.
6. Cannon, W. A., (1902), A cytological basis for the Mendelian laws, in: Bull. Torrey bot. Club, V. 29.
7. —, (1903), Studies in plant hybrids: the spermatogenesis of hybrid cotton, ibid., V. 30.
8. Castle, W. E., and Glover M. Allen (1903), The heredity of Albinism, in: Proc. Amer. Acad. Arts Sc., V. 38.
9. Correns, C., (1900), G. Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde, in: Ber. Deutsch. bot. Ges., V. 18.
10. —, (1900 a), Ueber Levkoyenbastarde. Zur Kenntniss der Grenzen der Mendel'schen Regeln, in: Bot. Ctrbl., V. 84.

11. CORRENS, C., (1901), Bastarde zwischen Maisrassen, mit besonderer Berücksichtigung der Xenien, in: Bibl. bot., Heft 53.

12. — (1902), Die Ergebnisse der neuesten Bastardforschungen für die Vererbungslehre, in: Ber. Deutsch. bot. Ges., V. 19.

13. DARWIN, CH., (1868), Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation. Uebers. von J. V. CARUS. Stuttgart.

14. DAVENPORT, C. B., (1900), Review of VON GUAITA's experiments in breeding mice, in: Biol. Bull., V. 2.

15. DE VRIES, HUGO, (1903), Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung der Arten im Pflanzenreich. 2. Band, Elementare Bastardlehre. Leipzig 1903.

16. —, (1903 a), Anwendung der Mutationslehre auf die Bastardirungsgesetze, in: Ber. Deutsch. bot. Ges., V. 21.

17. —, (1903 b), Befruchtung und Bastardirung. Leipzig.

18. DÜNKELBERG, W., (1903), Erfahrungen über Rassenzucht, Inzucht und Kreuzung, in: Polit.-anthr. Revue, Jg. 2, No. 4 und 5.

19. EISMOND, J., (1898), Sur la structure des chromosomes. Croquis cytologique, in: Bibl. Anat., fasc. 5.

20. GRÉGOIRE, V. et WYGAERTS, A., (1903), La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques. I. Racines de Trillium grandiflorum etc., in: Cellule, V. 21.

21. GUYER, M. F., (1900), Spermatogenesis of normal and hybrid pigeons, Chicago.

22. —, (1903), The germ cell and the results of MENDEL, in: Cincinnati Lancet Clinic.

23. HÄCKER, V., (1899), Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre, Jena.

24. —, (1900), Mitosen, im Gefolge amitosenähnlicher Vorgänge, in: Anat. Anz., V. 17.

25. —, (1902), Ueber das Schicksal der elterlichen und grosselterlichen Kernantheile. Morphologische Beiträge zum Ausbau der Vererbungslehre, in: Jena. Z. Nat., V. 37. Auch als Sep. erschienen.

26. HERTWIG, R., (1902), Die Protozoen und die Zelltheorie, in: Arch. Protistenk.

26a. JUEL, H. O., (1900), Beiträge zur Kenntniss der Tetradentheilnng. II. Die Tetradentheilung bei einer hybriden Pflanze, in: Jahrb. wiss. Bot., V. 35.

27. KORSCHELT, E., (1895), Ueber Kerntheilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis, in: Z. wiss. Zool., V. 60.

28. KORSCHELT, E., und K. HEIDER, (1903), Lehrb. d. vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbell. Thiere. Allg. Theil, 2. Lief., 1. und 2. Aufl.

29. LUBOSCH, W., (1902), Ueber die Eireifung der Metazoen etc., in: Ergebn. Anat. Entw., V. 11 (1901).

30. MacFarlane, J. M., *(1892), A comparison of the minute structure of plant hybrids with that of their parents, and its bearing on biological problems. Trans. Roy. Soc. Edinburgh, V. 37.

31. McClung, C. E., (1899), A peculiar nuclear element in the male reproductive cells of insects, in: Zool. Bull., V. 2.

32. —, (1900), The spermatocyte divisions of the Acridiidae, in: Bull. Univ. Kansas, V. 1.

33. —, (1902), The spermatocyte divisions of the Locustidae, ibid., V. 1.

34. —, (1902 a), The accessory chromosome sex determinant? in: Biol. Bull., V. 3.

35. Metcalf, *(1901), Certain problems relating to the individuality of chromosomes, in: Proc. Nebraska Acad. Sc.

36. Montgomery, Th. H., (1900), The spermatogenesis of Peripatus (Peripatopsis) balfouri up to the formation of the spermatid, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat.

37. —, (1901), A study of the chromosomes of the germ cells of Metazoa, in: Trans. Amer. phil. Soc., V. 20.

38. —, (1903), The heterotypic maturation mitosis in Amphibia and its general significance, in: Biol. Bull., V. 4.

39. Paulmier, F. C., (1899), The spermatogenesis of Anasa tristis, in: Journ. Morph., V. 15, Suppl.

40. Plate, L., (1903), Ueber die Bedeutung des Darwin'schen Selectionsprincips und Probleme der Artbildung, 2. Aufl., Leipzig.

41. Prowazek, S., (1901), Spermatologische Studien, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 13.

42. Rosenberg, O., (1903), Das Verhalten der Chromosomen in einer hybriden Pflanze, in: Ber. Deutsch. bot. Ges., V. 21.

43. Schaudinn, F., (1902). Beiträge zur Kenntniss der Bakterien und verwandter Organismen. 1. Bacillus bütschlii n. sp., in: Arch. Protistenk., V. 1.

44. Standfuss, M., (1896), Handbuch der paläarktischen Gross-Schmetterlinge für Forscher und Sammler, 2. Aufl., Jena.

45. Strasburger, E., (1900), Ueber Reductionstheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich, Jena.

46. Sutton, W. S., (1900), The spermatogonial divisions in Brachystola magna, in: Bull. Univ. Kansas, V. 1 (Kans. Un. Quart., V. 9).

47. —, (1902), On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna, in: Biol. Bull., V. 4.

48. —, (1903), The chromosomes in heredity, ibid., V. 4.

49. Tschermak, E., *(1902), Ueber die gesetzmässige Gestaltungsweise der Mischlinge, in: Ztschr. landw. Versuchswesen Oesterr.

50. —, (1902 a), Ueber Correlation zwischen vegetativen und sexualen Merkmalen in Erbsenmischlingen, in: Ber. Deutsch. bot. Ges., V. 20.

51. VAN BENEDEN, E. und A. NEYT (1887), Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale, in: Bull. Acad. Sc. Belg. (3), V. 14.

52. VAN DER STRICHT, O., (1898), La formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'œuf de Thysanozoon Brocchi, in: Arch. Biol., V. 15.

53. VEJDOVSKÝ, F. und A. MRÁZEK, (1903), Umbildung des Cytoplasma während der Befruchtung und Zelltheilung. Nach den Untersuchungen am Rhynchelmis-Ei, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 62.

54. WEISMANN, A., (1892), Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung, Jena.

55. —, (1902), Vorträge über Descendenztheorie, gehalten an der Universität zu Freiburg im Breisgau, Jena.

Die Arbeit von G. TISCHLER, Ueber Embryosack-Obliteration bei Bastardpflanzen, in: Beihefte Bot. Ctrbl., V. 15, 1903, konnte leider nicht mehr berücksichtigt werden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 12.

Die Tafel 12 stellt das Verhalten der elterlichen Chromosomen während der Geschlechtszellenbildung der Bastarde (F_1-Generation) und bei dem die folgende (F_2-)Generation einleitenden Befruchtungsacte dar, und zwar wurde der Eibildungsmodus von *Cyclops brevicornis* im Falle essentiell gleichwerthiger Idanten in Vertical-Reihe I, im Falle ungleichwerthiger Idanten in V.-R. II, ferner der Samenbildungsmodus von *Pentatoma* in V.-R. III, derjenige von *Brachystola* in V.-R. IV zu Grunde gelegt.

Vertical-Reihe I (*Cyclops brevicornis*). In der 1. Horizontal-Reihe (*P*) ist von jedem der beiden elterlichen Individuen, welche 2 sehr nahe verwandten Formen angehören mögen, je ein Doppelkern aus einem beliebigen Punkte der Keimbahn, beispielsweise der Kern einer der Stammzellen der Urgeschlechtszellen, dargestellt. Die Chromosomen sind bei einem der Eltern weiss, beim andern roth gehalten. In jeder der Kernhälften oder Gonomeren sind, statt 6, nur 2 Chromosomen eingetragen. Sie sind durch einen Querstrich in 2 Hälften getheilt, entsprechend ihrer Zusammensetzung aus einem grossväterlichen und einem grossmütterlichen Antheil. Der Einfachheit halber ist angenommen, dass die beiden grosselterlichen Hälften jedes Chromosoms in vererbungsgeschichtlicher Hinsicht einander vollkommen gleichwerthig seien, beziehungsweise, dass ihre individuellen Unterschiede so geringfügig seien, dass sie im Verlauf der folgenden Processe ignorirt werden können.

Die 2. Horizontal-Reihe zeigt in der 1. Verticalspalte den Erfolg der Paarung der weissen und rothen Stammform und zwar den 1. Furchungskern (F_1-*Zygote*). Das eine Gonomer enthält väterliche, das andere mütterliche Chromosomen, welche bivalent sind, d. h. eine Zusammensetzung aus je 2 grosselterlichen Einzelchromosomen erkennen lassen.

In dieser Form erhält sich die Autonomie der elterlichen Kernhälften durch die ganze Keimbahn hindurch bis zu den Oocyten 1. Ordnung. Hier tritt (3. Horizontal-Reihe) der als „secundäres Keimbläschen" zu bezeichnende Doppelkern an die Eiperipherie und zwar so, dass die Scheidewand zwischen den Gonomeren tangential zur Eioberfläche zu liegen kommt. Die elterlichen Elemente, an welchen die Längsspaltung deutlich hervortritt, stellen sich paarweise einander gegenüber (S. 190, Fig. Ca), um sodann (4. Horizontal-Reihe) je eine (bivalente) Spalthälfte in den 1. Richtungskörper, eine in die Oocyte 2. O. abzugeben (Aequationstheilung).

In der Oocyte 2. Ordnung (5. Horizontal-Reihe) erfolgt die kreuzweise Zusammenordnung je eines väterlichen und eines mütterlichen Elementes und die Auswechslung der Einzelchromosomen (Symmixis) in der S. 193 beschriebenen Weise. Von der 2. Reifungstheilung an ist hypothetisch angenommen, dass sich bei der Spermatogenese die Vorgänge in der nämlichen Weise vollziehen, wie in der Ovogenese. Dem entsprechend sehen wir (6. Horizontal-Reihe) sowohl beim männlichen als beim weiblichen Bastarde während der 2. Reifungstheilung die neuformirten bivalenten Elemente, welche aus je einer väterlichen und einer mütterlichen, beziehungsweise, da es sich um den Anfang einer neuen Generation handelt, aus je einer grossväterlichen und einer grossmütterlichen Hälfte zusammengesetzt sind, in die Gameten (Samenzellen, bezw. Eizelle und 2. Richtungskörper) eintreten.

Unter der Voraussetzung, dass obige Hypothese richtig ist, enthalten also (vorletzte Horizontal-Reihe) die Gameten der männlichen und weiblichen Bastarde Chromosomen von der nämlichen zusammengesetzten Beschaffenheit.

Bei der die F_2-Generation einleitenden Befruchtung entstehen demnach (letzte Horizontal-Reihe) ausschliesslich Zygoten von einerlei Beschaffenheit.

Vertical-Reihe II (*Cyclops brevicornis*). Die Vertical-Reihe II zeigt, wieder unter Zugrundelegung des Eibildungsmodus von *Cyclops*, die Geschlechtszellenbildung der Bastarde, unter der Voraussetzung, dass die Chromosomen wenigstens zum Theil essentiell verschieden sind, d. h. dass die Anlagen bestimmter Rassencharaktere auf bestimmte Chromosomen oder Chromosomen-Gruppen localisirt sind. Im Speciellen ist angenommen, dass sich die beiden mit einander zur Kreuzung gelangenden Stammrassen nur hinsichtlich eines einzigen Merkmalpaares unterscheiden. Bleiben wir bei den Copepoden, so können wir beispielsweise annehmen, es werde eine roth gefärbte Varietät einer *Diaptomus*-Art mit einer blauen gekreuzt.

Im Schema sind diejenigen Chromosomen, welche die Träger der antagonistischen, einander correspondirenden Rassenmerkmale darstellen, schraffirt, die übrigen nicht-schraffirt gehalten.

Die Geschlechtszellenbildung verläuft bis zum Schluss der 1. Reifungstheilung (4. Horizontal-Reihe) wie im ersten Falle. Bei der Vorbereitung zur 2. Theilung verweigern die Träger der antagonistischen Merkmale,

also die schraffirten Chromosomen, die Symmixis. Sie stellen sich also nicht, wie die übrigen (nicht-schraffirten), so in die Aequatorialebene ein, dass von jedem Element je eine Hälfte auf jede Seite des Aequators zu liegen kommt (S. 191, Fig. C d und e), sondern die beiden Elemente dieses Paares stellen sich symmetrisch zum Aequator ein, so wie sich bei gewöhnlichen Kerntheilungsprocessen die beiden Spalthälften eines Chromosoms orientiren (5. Horizontal-Reihe). Es findet demnach keine Auswechslung der Einzelchromosomen statt, sondern die betreffenden Elemente werden bei der 2. Theilung (6. Horizontal-Reihe) als ganze auf die Pole vertheilt. Sowohl der männliche als der weibliche Bastard liefert demnach zweierlei Gameten, je nachdem von dem die Symmixis verweigernden, antagonistischen Chromosomenpaare das eine (roth schraffirte) oder das andere (weiss schraffirte) Element dem Gamet zugetheilt wurde. Die Gameten sind folglich in Bezug auf das betreffende Merkmalpaar rein (vorletzte Horizontal-Reihe), und so entstehen durch wechselseitige Verbindung der Gameten die 4 MENDEL'schen Combinationen (letzte Horizontal-Reihe).

Vertical-Reihe III (*Pentatoma*). In der Prophase der 1. Theilung (3. Horizontal-Reihe) tritt nach den Angaben von MONTGOMERY eine Conjugation je eines väterlichen und eines mütterlichen (längs gespaltenen) Chromosomas ein (vgl. S. 189). Während dieser Vereinigung würde nach DE VRIES ein Austausch von Anlagen zwischen den elterlichen Chromosomen stattfinden (s. Nebenfigur; vgl. S. 212).

In der 1. Theilung erfolgt eine reinliche Scheidung der bisher gepaarten, elterlichen Elemente auf Grund einer Reductionstheilung (4. Horizontal-Reihe), so dass die Spermatocyten bezw. Oocyten 2. O. entweder nur väterliche oder nur mütterliche Elemente enthalten. Durch die auf Grund des Längsspaltungsprocesses vor sich gehende 2. Theilung (6. Horizontal-Reihe) wird naturgemäss in Bezug auf die Vertheilung der elterlichen Antheile nichts geändert, es entstehen demnach Gameten, welche in Bezug auf die Rassencharaktere vollkommen rein sind (vorletzte Reihe), und bei der wechselseitigen Kreuzung kommen abermals die MENDEL'schen Combinationen zu Stande (letzte Reihe).

Vertical-Reihe IV (*Brachystola*). Bei *Brachystola* sind nach den Angaben von SUTTON die Chromosomen in verschiedenen, constanten Grössenabstufungen vorhanden (S. 193). Je einem väterlichen Chromosom entspricht ein gleich grosses mütterliches (2. Horizontal-Reihe). Bei der in den Prophasen der 1. Theilung stattfindenden Conjugation vereinigen sich die einander entsprechenden Chromosomen zu bivalenten (längs gespaltenen) Elementen (3. Horizontal-Reihe), und von diesen bivalenten Elementen tritt bei der 1. Theilung auf Grund einer Aequation je eine bivalente Spalthälfte in jede der Spermatocyten bezw. Oocyten 2. O. (4. Horizontal-Reihe).

Bei der 2. Theilung erfolgt eine Zerlegung der bivalenten Elemente, also eine Reduction. Die bivalenten Elemente können sich dabei in

beliebiger Weise im Aequator einstellen (5. Horizontal-Reihe), so dass sowohl beim männlichen als beim weiblichen Bastarde (im Falle, dass bloss 2 Chromosomenpaare vorhanden sind) je viererlei Gameten auftreten (6. und 7. Horizontal-Reihe). Es ergeben sich danach bei der Zygotenbildung (letzte Reihe) zahlreiche Combinationsmöglichkeiten, und wenn wir uns daher denken, dass jedes Paar von gleich grossen Chromosomen einem besondern Merkmalspaare entspreche, so werden die Merkmale der mit einander gekreuzten Rassen in der F_2-Generation in den verschiedensten, auf Grund der Wahrscheinlichkeitsrechnung festzustellenden Combinationen auftreten.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten

Ueber Doppelbildungen bei Lumbriciden.

Von

E. Korschelt in Marburg.

Hierzu Taf. 13 und 14 und 7 Abbildungen im Text.

Doppelbildungen einzelner Körperpartien kommen bei den Anneliden verhältnissmässig häufig vor, und da manche dieser partiellen Doppelbildungen sehr ins Auge fallen, ist auch eine ganze Anzahl solcher Formen beschrieben worden, ohne dass allerdings bei den meisten von ihnen eine eingehendere Untersuchung der innern Organisation vorgenommen und eine Ergründung der Ursachen dieser Missbildungen versucht wurde. In vielen der beschriebenen Fälle dürften sie jedenfalls auf eine abnorm verlaufende Regeneration nach Verletzung bestimmter Körpertheile zurück zu führen sein. Solche Neubildungen beobachtete ich mehrfach bei den an Lumbriciden angestellten Regenerationsversuchen und einige der interessantern sollen hier beschrieben werden. In andern Fällen handelt es sich dagegen nicht um derartige Doppelbildungen, sondern um solche, die bereits während der Embryonalentwicklung zu Stande kamen, und auch dafür liegt ein Beispiel hier vor, durch dessen Vergleich mit jenen in Folge von Regeneration entstandenen Formen sich gewisse, nicht uninteressante Beziehungen ergeben.

Embryonale Doppelbildung.

Die sehr weit gehende und ziemlich den ganzen Körper umfassende Doppelbildung, die in Fig. 1 (Taf. 13) abgebildet ist, be-

trifft einen vollständig ausgebildeten Embryo von *Allolobophora subrubicunda* Eisen (Beddard 1895). Ich verdanke ihn der Freundlichkeit des Herrn Dr. R. W. Hoffmann, der ihn bei seinen embryologischen Untersuchungen an Lumbriciden auffand und ihn mir noch lebend übergab.

Schon beim leisen Berühren des Cocons mit der Präparirnadel war die Hülle geborsten und der Embryo herausgeschlüpft; er war also bereits fertig ausgebildet. Trotz seiner abweichenden Gestalt unterschieden sich die von ihm ausgeführten Bewegungen kaum von denjenigen anderer, dem Cocon entnommenen reifen Embryonen; die beiden Componenten des Doppelthieres zeigten hinsichtlich der von ihnen ausgeführten Bewegungen ein sehr einheitliches Verhalten. Die Entwicklungszeit des Embryos war ungefähr die gleiche wie bei normal ausgebildeten Embryonen, denn es schlüpften zur selben Zeit junge Würmer von *All. subrubicunda* aus Cocons hervor, die ungefähr gleichzeitig mit dem betr. Cocon abgelegt worden waren.

Aeusserlich giebt sich der Wurm sowohl vorn wie hinten als Doppelbildung zu erkennen, indem das Vorderende gespalten erscheint und das Hinterende in Form zweier ungefähr gleich langer Schwänze entwickelt ist (Fig. 1). Die Länge des Hauptstückes betrug im Leben 4 mm und umfasste 49 Segmente, die der Hinterenden 3,5 mm bei einer Zahl von 58 Segmenten. Die äusserlich bemerkbare Doppelbildung des Vorderendes reicht bis zum 9. Segment, das nur noch unvollkommen gespalten ist und an dem die Längsfurche verstreicht. Die beiden Köpfe wurden fühlerartig vorgestreckt und wieder zurückgezogen; sie zeigten keine Besonderheiten; die beiden Mundöffnungen lagen an den von einander abgewendeten Seiten des Doppelembryos; auf sie wird später noch einzugehen sein.

Auffallend war, dass die eine (in Fig. 1, Taf. 13, dargestellte) Seite des lebenden Embryos dunkel, die entgegengesetzte hell erschien, so dass man sie zunächst für den Rücken, die andere für die Bauchseite hätte halten können; die genauere, mit Berücksichtigung der innern Organe ausgeführte Untersuchung zeigte jedoch sehr bald, dass Rücken- und Bauchseite sich ganz anders verhalten und letztere den (vermeintlichen) Seitentheilen des Doppelembryos entspricht.

Die Segmentirung ist sehr regelmässig und erfährt nur an den Stellen, an welchen die beiden Individuen zusammenstossen, gewisse Modificationen, indem sich, zumal an der Gabelungsstelle, die (beiden Individuen gemeinsame) Segmentirung des Hauptstückes nicht ohne

Weiteres in diejenige der beiden Hinterenden fortsetzt, sondern hier ein Ineinanderschieben der Ringe stattfindet, so dass die Uebergangssegmente theils beiden Individuen gemeinsam sind, theils aber durch die Trennungslinie beider Individuen bereits eine Scheidung erfahren. Es ergeben sich dadurch ähnliche Bilder, wie sie als Anomalien der Segmentirung von Cori und Morgan bei verschiedenen Lumbriciden und andern Anneliden beschrieben wurden und wie wir sie in erhöhtem Maasse bei den in Folge der Regeneration zu Stande kommenden Doppelbildungen antreffen werden. Sonst zeigen die Hinterenden hinsichtlich ihrer Segmentirung keine Besonderheiten; am Endsegment tragen sie die Afteröffnung.

Zur Feststellung der innern Organisationsverhältnisse wurde der Embryo in eine Querschnittserie von 640 Schnitten zerlegt, zu deren Erläuterung bemerkt werden muss, dass sich bei der Conservirung leider das Hinterende des Individuums b nach vorn umgeschlagen hat[1]), wodurch einige der Querschnitte ein abweichendes Aussehen gewinnen (Taf. 14, Fig. 9—12). Von den Organsystemen sollen nur diejenigen hier eingehender betrachtet werden, welche für die Doppelbildung von Interesse sind, nämlich der Darmcanal, das Centralnervensystem, das Circulationssystem und die Borstenreihen. Bezüglich der Vertheilung der Nephridien liessen sich Beobachtungen, die für die Beurtheilung der Doppelbildung von Belang gewesen wären, mit Sicherheit nicht ausführen.

Der Darmcanal.

Der Darmcanal zeigt in den beiden Hälften, welche den beiden Componenten des Doppelindividuums entsprechen, durchgehends einen etwas differenten Bau, d. h. die correspondirenden Partien werden auf verschiedener Höhe gefunden. Wenn an der Querschnittserie die Mundöffnung des einen Individuums (a) noch an der freien Partie des Vorderendes, diejenige des andern Individuums (b) jedoch etwas weiter hinten liegt, wo die Verwachsung bereits eingetreten zu sein scheint (Taf. 14, Fig. 1), so ist dies auf eine blosse Contraction des betr. Vorderendes zurückzuführen, und es könnte daraus, wie aus der verschiedenartigen Ausbildung der einzelnen Partien des Vorderdarms und des Gehirns in beiden Componenten (Fig. 1—5), noch nicht auf eine Verschiebung beider Individuen

1) Zur bessern Verständigung werden die beiden Componenten des Doppelindividuums mit den Buchstaben a und b bezeichnet.

gegen einander geschlossen werden. Trotzdem muss eine solche Verschiebung in der Längsrichtung vorhanden sein, wie aus dem Verhalten des Darmcanals an den auf gleicher Höhe geführten Querschnitten der weiter nach hinten gelegenen Partien hervorgeht, bei denen von einer einseitigen stärkern Contraction (des einen Componenten) nicht mehr die Rede sein kann.

Wie schon aus der ganzen Form der freien Vorderenden hervorgeht, sind die einander gegenüber liegenden Mundöffnungen völlig getrennt; in Folge der schon erwähnten Contraction des einen Vorderendes bezw. der Verschiebung beider Individuen gegen einander, zeigt Fig. 1 (Taf. 14) die Mundöffnung selbst, während die Mundhöhle des andern Individuums (a) in ihren weiter hinten gelegenen Partien getroffen ist.

Wie die Mundhöhlen bleiben auch die musculösen Schlundköpfe beider Individuen in ihrer ganzen Erstreckung getrennt (Fig. 2 u. 3); erst im Bereich der Speiseröhre tritt eine Verbindung zwischen den beiden Verdauungstracten ein. Vom Oesophagus des Individuums a erstreckt sich als Längsfalte ein Divertikel gegen den (auch hier in seinem Bau den vordern Schlundpartien noch ähnlichern) Oesophagus des Individuums b, und dadurch tritt bald eine Verbindung zwischen beiden ein (Fig. 4). Den doppelten Charakter bewahrt der Schlund auch jetzt noch, indem seine beiden Hälften sich als etwas different gebaut erweisen (Fig. 5); die dem Individuum b zugehörige Partie zeigt noch mehr die Ausbildung der vordern Region, während die von a bereits den hintern Partien entsprechend gebaut ist. Ebenso treten an weiter nach hinten gelegenen Schnitten an dieser Hälfte zuerst die Morren'schen Kalkdrüsen auf, von denen die andere Hälfte in einer grössern Zahl von Schnitten noch nichts erkennen lässt, und während diese Drüsen hier ihre volle Grösse erlangen, nehmen sie dann an der andern Hälfte (a) bereits wieder an Umfang ab, und es beginnt die starke Muscularis des Muskelmagens aufzutreten (Fig. 7), die dann wieder an dieser Hälfte zuerst schwindet, um an der andern Hälfte auf den folgenden Schnitten ihre grössere Dicke zu erlangen.

Das gleiche Verhalten in der verschiedenartigen Ausbildung beider Darmhälften macht sich auch mit dem Auftreten der Typhlosolis bemerkbar, die ebenfalls zunächst nur an der Darmpartie des Individuums a und erst später beim Individuum b hervortritt. Es kommen zwei Typhlosolen zur Ausbildung, da jedoch die Darmhöhle der mit der Rückenpartie vereinigten Individuen eine gemeinsame

ist, so mussten sie naturgemäss eine Verschiebung erleiden, d. h. sie finden sich nicht wie bei normalen Individuen in dorsaler, sondern in einer mehr seitlichen Lagerung (Fig. 8).

Die Lage der Typhlosolen wechselt etwas. Wie die Bauchganglien an Querschnitten entweder einander direct gegenüber liegend gefunden werden oder aber streckenweise sich einander mehr nähern, so können auch die beiden Typhlosolen diametral gegenüber und streng seitlich oder ebenfalls etwas mehr genähert liegen. Eine vollständige Regelmässigkeit in der Lagerung der Organe besteht also nicht, sondern diese schwankt etwas, entsprechend der geringern oder stärkern Ausbildung eines der beiden vereinigten Individuen in der betr. Körperregion.

Weiter nach hinten kann man wohl, besonders durch die Lage der Rückengefässe, diejenige der Typhlosolen noch bestimmen, aber die Faltungen der Darmwand machen es hier zumal an der vorerwähnten Umbiegungsstelle des einen Hinterendes unmöglich, die zu dem einen oder andern Individuum gehörigen Darmpartien zu bestimmen (Fig. 9—11). Jedoch lässt sich an dem nicht umgebogenen Individuum a ohne Weiteres feststellen, dass die entsprechende Typhlosolis des gemeinsamen Körpertheils in diejenige des freien Hinterendes übergeht (Fig. 10—16), und bei dem andern Individuum liegen die Verhältnisse ganz ebenso. Die nunmehr ganz getrennten Darmrohre münden jedes durch seine Afteröffnung am freien Körperende aus.

Das Nervensystem.

Den freien Vorderenden entsprechend (Fig. 1 Taf. 13) sind zwei von einander unabhängige und vollständig ausgebildete obere Schlundganglien vorhanden, die jedoch in Folge der bei Besprechung des Vorderdarms erwähnten Verschiebung beider Individuen gegen einander nicht neben einander liegend auf denselben Querschnitten angetroffen werden, sondern so orientirt sind, dass beim Schwinden des durch neun Schnitte reichenden Gehirns des Individuums a dasjenige des Individuums b erst auftritt. Wenn das obere Schlundganglion a seinen grössten Umfang zeigt, ist somit von dem obern Schlundganglion b nichts zu bemerken und umgekehrt (Fig. 1 u. 2). Entsprechend verhalten sich die untern Schlundganglien.

Da die beiden Individuen durch die dorsalen Regionen vereinigt sind, so ergiebt sich daraus von selbst, dass die Bauchganglienketten getrennt sind, doch bestehen gewisse Eigenthümlichkeiten, die zum

Theil nur anormaler Natur sind, zum Theil zu einer Verbindung beider Ganglienketten führen. Etwa in der Körperregion, in welcher der Schlundkopf b besonders umfangreich ist, bald hinter dem in Fig. 3 abgebildeten Schnitt, tritt neben dem bisher ganz normal entwickelten Bauchmark b der Querschnitt eines zweiten Nervenstranges auf, der bald durch eine Art bindegewebigen Septums vom Hauptbauchmark getrennt erscheint. Eine Strecke lang, so weit der Pharynx reicht, zeigt das Hauptbauchmark keinerlei Besonderheiten, es erscheint so wie vorher (Fig. 3) in seiner ganzen Structur normal zweitheilig; mit der Grössenzunahme des Nebenstranges jedoch verliert sich die bilaterale Symmetrie, indem der Belag von Ganglienzellen an der gegen den Nebenstrang gerichteten Seite zurück tritt. Beide Nervenstränge des Individuums b sind sich jetzt sehr ähnlich, beide sind eintheilig (Fig. 4) und so gegen einander gerichtet, dass sie zumal in Folge des Fehlens der bilateralen Symmetrie als die beiden an Umfang ungefähr gleichen Hälften eines Bauchmarks erscheinen. Dies gilt für die Stelle, wo der Schlund des einen mit dem des andern Individuums in Verbindung tritt. Dann nimmt aber das Hauptbauchmark in Folge der Verstärkung des Ganglienzellenbelags der betr. Seite seinen bilateralen Bau sehr bald wieder an (Fig. 5), der eintheilig bleibende Nebenstrang, der zumal vorn weiter entfernt war, nähert sich dem Hauptstrang, wobei er an Umfang abnimmt; das trennende Septum schwindet, und der eintheilige Nebenstrang liegt jetzt dicht an dem zweitheiligen Hauptstrang (Fig. 6), worauf beide verschmelzen, so dass an dieser Stelle ein dreitheiliger Strang vorhanden ist. Das Bauchmark ist hier entsprechend stärker als das der Gegenseite. Durch allmähliche Verschmelzung der äussern Ganglienzellenlage und der innern Nervenfaserschicht des Haupt- und Nebenstranges wird die bilaterale Symmetrie und die völlig normale Structur des Bauchmarks bald wieder hergestellt, das nunmehr in Bau und Umfang wieder ganz demjenigen der übrigen Segmente gleicht. Es handelt sich also um eine Abzweigung vom Bauchmark in der Gegend der hintern Partie des Oesophagus, die sich nach vorn bis zur Mitte des Pharynx erstreckt und hier blind endigt.

In der Natur der Doppelbildung kann dieses Verhalten kaum begründet sein, doch ist die Tendenz zu derartigen Anomalien vorhanden, denn, abgesehen von einer weiter hinten am Bauchmark auftretenden Gabelung, macht sich auch in der Gegend des Embryos, in welcher die Kalkdrüsen von a gut entwickelt sind, die von b

jedoch noch fehlen, die Bildung einer bald wieder schwindenden Abzweigung bemerkbar. Nachdem eine kurze Strecke lang das Bauchmark b sehr zurückgetreten ist und etwa nur den dritten Theil vom Umfang des Bauchmarks a ausmacht (vom 110 bis 114. Schnitt), schwillt es bald wieder zu dem normalen Umfang an, und das linksseitige Ganglion sendet einen breiten Ausläufer gegen die Körperwand, die hier zu einem umfangreichen, aus Ganglienzellen und Nervenfasern bestehenden Ganglion anschwillt (118. bis 125. Schnitt). Dieses dringt in den Hautmuskelschlauch ein, und da es von den Elementen der Körperwand nicht scharf getrennt ist, so kommt hier eine ziemlich umfangreiche Wucherung zu Stande. Schon auf den nächsten Schnitten nimmt das Bauchmark wieder sein normales Verhalten an. — Auch weiter nach hinten in der Gegend des Muskelmagens tritt das Bauchmark b sehr zurück und zeigt auf dem Querschnitt nur wenige Ganglienzellen, während das Bauchmark a in der entsprechenden Region den gewöhnlichen Umfang besitzt.

Im weitern Verlauf der Bauchganglienketten sind Besonderheiten zunächst nicht zu bemerken, nur tritt eine ähnliche Verschiebung ein, wie wir sie vorher in Bezug auf die Typhlosolis feststellen konnten. Während die beiden Ganglienketten vorher einander fast diametral gegenüber lagen und eine längs verlaufende leichte Einsenkung die Abgrenzung beider Individuen gegen einander zu markiren schien (Fig. 3—6), findet im Bereich der Kalkdrüsen, des Muskelmagens und auch noch der Typhlosolen eine stärkere Ausbildung der einen Seite statt, so dass die Ganglienketten mehr nach der andern Seite gedrängt werden (Fig. 7 und 8). Dieses Verhalten bleibt eine ziemliche Strecke weit bestehen und wird sogar noch auffälliger, als es sich in Fig. 8 ausdrückt, bis dann die Ganglienketten wieder in die Mittellinie rücken und sich abermals direct gegenüber liegen. Dieser Zustand erhält sich bis zur Gabelungsstelle der vereinigten Individuen, und hier setzt sich dann einfach das Bauchmark des (umgebogenen) Individuums b in dasjenige des freien Endstücks b fort (Fig. 9). In diesem letztern zeigt das Bauchmark dann ein durchaus normales Verhalten.

Nachdem das Bauchmark aus der gemeinsamen Körperpartie in das eine freie Endstück übergegangen ist, müsste es auf den weitern Schnitten im erstern fehlen; dies ist jedoch nicht der Fall, sondern in der gleichen Lage und Structur tritt es auch in den folgenden Schnitten auf (Fig. 10—12). In ähnlicher Weise, wie dies bereits von der vordern Partie des Bauchmarks b dargestellt wurde, findet

auch hier an der Uebergangsstelle der gemeinsamen Körperpartie in das freie Hinterende b eine Gabelung dieses Bauchmarks statt, die jedoch nicht wie die andere nach vorn, sondern nach hinten gerichtet ist. Die Gabelungsstelle ist nicht besonders umfangreich, obwohl beide Nervenstränge dauernd die bilaterale Symmetrie zeigen. Unmittelbar nach der Trennung, deren Beobachtung durch das Umschlagen des freien Endes b in so fern erschwert wird, als man nicht Quer- sondern Schrägschnitte des Bauchmarks vor sich hat, setzen sich beide ventralen Nervenstränge, wie schon erwähnt, in ganz normaler Beschaffenheit nach hinten fort (Fig. 9 und 10), so dass wirkliche Querschnitte die Ganglienkette in dieser Körperpartie dreimal zeigen würden.

Die Abzweigung der Ganglienkette b, die durch 33 Schnitte zu verfolgen ist, nähert sich allmählich der Ganglienkette a, wie dies durch die schematische Fig. A (S. 268) erläutert wird und wie es sich aus den Querschnitten (Taf. 14, Fig. 9—12) ergiebt. Der Umfang des Körpers nimmt in dieser Region beträchtlich ab; das nach vorn umgebogene Ende b schwindet allmählich. Wenn die beiden Nervenstränge immer mehr an einander rücken, so geschieht dies naturgemäss auf die Weise, dass die nach innen gelegenen Fasermassen sich schliesslich berühren müssen, aber dieser Vorgang erfolgt hier nicht auf so einfache Weise wie bei der obern Gabelung, sondern unter Bildung einer ziemlich umfangreichen Ganglienmasse, die sich durch 10 Schnitte erstreckt. Der Ganglienbelag, ganz besonders aber die Fasermasse der beiden Bauchstämme, erscheint weit umfangreicher, die letztere erstreckt sich bis in die Mitte des Körpers, so dass nach Berührung beider Fasermassen das Bauchmark eine quere Brücke durch die Körpermitte bildet. Der Ganglienbelag jeder Seite liegt am Hautmuskelschlauch, und von ihm aus erstrecken sich die beiden Fasermassen jeder Seite auf einander zu. Uebrigens erfolgt die Verschmelzung nicht ganz regelmässig, indem der innere vom Individuum b herkommende Faserstrang zunächst nicht mit dem entsprechenden (innern) des Individuums a verschmilzt, sondern sich vorläufig nur neben ihn lagert (Fig. 13); bald jedoch tritt diese Verschmelzung ein, so dass auf den nächsten Schnitten auch in dieser Beziehung ein regelmässiges Verhalten erzielt ist. Es sei erwähnt, dass auf dem Querschnitt Fig. 13 die Bauchganglienmasse schon weit weniger umfangreich ist als auf den vorhergehenden Schnitten. Auf den folgenden Schnitten nimmt sie immer mehr ab (Fig. 14). An den vereinigten Bauchsträngen sieht man den Ganglienzellen-

belag sich wieder nach aussen hin concentriren (Fig. 14), und von hier aus im 8. Schnitt ist das normale Verhalten des Bauchmarks a wieder erreicht.

Durch diese letztern Vorgänge hat das Bauchmark gegenüber seiner frühern Orientirung eine Verschiebung um 90° erfahren, und diese betrifft gleichzeitig den ganzen Körper, da das (vorher seitlich gelagerte) Rückengefäss diese Lage beibehält und das Bauchmark, indem es die geschilderte Drehung ausführt, seine normale Lage gegenüber dem Rückengefäss einnimmt (Fig. 10—16).

Aus dieser Darstellung ergiebt sich also, dass das centrale Nervensystem beider Componenten des Doppelindividuums ein gesondertes ist, dass jedoch durch einen verbindenden Nervenstrang von der Structur des Bauchmarks auf eine kurze Strecke ein Zusammenhang zwischen beiden hergestellt wird.

Blutgefässsystem.

Das Circulationssystem ist in jedem der beiden Componenten ganz ähnlich wie beim normalen Regenwurm ausgebildet, nur haben einzelne Gefässe eine starke Verschiebung erlitten. Dies betrifft vor allen Dingen die Rückengefässe. Obwohl die beiden Individuen mit der ganzen Dorsalregion vereinigt sind und also eine eigentliche Rückenfläche überhaupt nicht zur Ausbildung kommt, sind die Dorsalgefässe dennoch vorhanden, jedoch nach der Seite hin verschoben. Wie an den zu einem gemeinsamen Darmrohr vereinigten Mitteldärmen die normaler Weise dorsal gelegenen Typhlosolen vorhanden sind (Fig. 8), so findet sich darüber in der gleichen seitlichen Verschiebung, aber im Uebrigen wie beim normalen Wurm gebildet, jederseits ein Rückengefäss (Fig. 8). Nach vorn und hinten hin setzt sich das Rückengefäss in der bekannten Weise fort, wobei es entsprechend der beim Darmcanal und Nervensystem erwähnten differenten Ausbildung der Körperregionen gewisse Lageverschiebungen erleidet, die zum Theil aus den Figuren ersichtlich sind. Nach hinten gehen die Rückengefässe der gemeinsamen Körperpartie ohne Weiteres in diejenigen der freien Körperenden über (Fig. 10), wobei sie zur Erlangung der nunmehrigen Rückenlage offenbar eine Biegung machen müssen, die übrigens bei dem Individuum a in Folge der bereits besprochenen eigenartigen Configuration und Verlagerung des Bauchmarks kaum in Betracht kommt (Fig. 10—16).

Das Bauchgefäss und Unternervengefäss (Supra- und

Infraneuralgefäss) begleiten das Bauchmark in der gewöhnlichen Weise; ersteres erfährt häufig Verschiebungen und wird dann nicht über, sondern neben dem Bauchmark gefunden, wie ebenfalls aus verschiedenen der beigegebenen Figuren ersichtlich ist. An der vordern Gabelung des Bauchmarks b betheiligen sich diese Gefässe nicht, sondern beide verlaufen in der gewöhnlichen Weise über und unter der Hauptganglienkette. Bei der hintern Gabelung jedoch setzen sich beide Gefässe, nachdem ihr Uebergang in das freie Hinterende b verfolgt werden konnte, noch eine Strecke entlang dem Gabelast fort, ohne dass aber eine Einmündung in die entsprechenden Gefässe der andern Seite (a) festzustellen gewesen wäre, vielmehr scheinen sie sich vorher in feinere Aeste aufzulösen, jedenfalls waren sie nicht mehr zu erkennen. Bauch- und Unternervengefäss des Individuums a gehen in die entsprechenden Gefässe des freien Körperendes über.

Was die Verbindung der Gefässe unter sich und vor Allem das Verhalten der Seitenherzen anbelangt, so bietet dieses letztere in so fern ganz besonderes Interesse, als hier eine directe Verbindung des Blutgefässsystems der beiden mit einander vereinigten Individuen eintritt. Es ist nicht nur eine Verbindung zwischen dem Bauchgefäss des Individuums a mit dem einen Rückengefäss vorhanden, sondern dieses steht ebenfalls mit dem Rückengefäss b im Zusammenhang, und auch auf der andern Seite lässt sich ein Zusammenhang zwischen dem Bauchgefäss und den beiden Rückengefässen feststellen. In schematischer Weise wird dieses Verhalten durch die Fig. 6 (Taf. 13) dargestellt.

Es sind also hier die Gefässe in ein System eingefügt, als ob sie ein und demselben Individuum angehörten, und in diesem Fall sind durch die Doppelbildung neue Organverbindungen geschaffen worden. Zwar verbinden sich wie beim normalen Individuum immer Bauch- und Rückengefäss (Fig. 6 Taf. 13), aber diese Verbindung geschieht zum Theil zwischen Gefässen, die verschiedenen Individuen angehören, so dass also das eine Individuum in den Kreislauf des andern eingefügt erscheint.

Die Borsten.

Die Vertheilung der Borsten am Körper bietet ein gewisses Interesse im Hinblick auf die schon mehrfach erwähnte ungleichartige Ausbildung desselben an beiden Seiten. Wo sie vorn am

Körper auftreten, liegen sie an beiden Individuen regelmässig in den bekannten vier Reihenpaaren orientirt[1]) (Fig. 2, Taf. 14). Das ist auch weiter hinten der Fall (Fig. 4—6), obwohl in einzelnen Partien Unregelmässigkeiten auftreten, so fehlen z. B. bei dem Individuum b in der Region des Schlundkopfes die linken Seitenborsten (Fig. 3), und dieser Mangel setzt sich eine Strecke weit fort, um dann bald wieder einem regelmässigen Verhalten der Borstenreihen zu weichen (Fig. 4). Mit der früher geschilderten Anomalie des Bauchmarks steht dies nicht im Zusammenhang, denn erstens tritt diese erst weiter hinten auf, und ausserdem zeigen sich in der Körperregion, wo sie vorhanden ist, die Borstenreihen ganz regelmässig angeordnet (Fig. 4—6).

Dagegen tritt etwas weiter nach hinten wieder ein unregelmässiges Verhalten der Borsten auf. Bei Besprechung des Darmcanals und Nervensystems wurde die ungleichartige Ausbildung der beiden Körperseiten erwähnt, welche es mit sich bringt, dass die Bauchnervenstränge beider Individuen einander ziemlich genähert liegen (Fig. 7 u. 8). In der recht ansehnlichen Körperregion, in der dies der Fall ist — sie umfasst von den 640 Querschnitten 180, also etwa 3 mm — fehlt entweder eine der beiden linksseitigen Borstenreihenpaare von b, oder sie sind beide nicht vorhanden (Fig. 7 u. 8). In der Gegend vom Ende des Oesophagus und der beginnenden Kalkdrüsen zeigt sich nur das linke Bauchborstenpaar entwickelt, ebenfalls in der Region der Kalkdrüsen, weiter nach hinten tritt dann das Seitenborstenpaar wieder auf, aber beide Paare liegen ungewöhnlich nahe an einander oder drängen sich so dicht zusammen, dass man 4 Borsten eng an einander liegend findet. Nach diesem abnormen Verhalten der Bauch- und Seitenborsten schwinden schliesslich beide Reihenpaare auf eine ziemlich lange Strecke (Fig. 7 u. 8) und zwar vom 145.—267. Schnitt, also durch 122 Schnitte, d. h. auf eine Strecke von ca. $1^1/_2$ mm. Dann tritt zunächst (im 267. Schnitt) das linksseitige Bauchborstenpaar und im 286. Schnitt auch das linke Seitenborstenpaar wieder auf.

Bis dahin ist auch der Querschnitt des Doppelindividuums wieder regelmässiger geworden. Die rechte Seite (im Sinne des Individuums

[1]) Da die Schnitte, welche bemerkenswerthe Lagerungsverhältnisse der innern Organe zeigten, nicht immer auch die Borsten aufwiesen, so sind neben einigen Figuren die Borsten so angedeutet, wie sie auf den betreffenden und benachbarten Schnitten lagen.

b) überwiegt nicht mehr so stark, die linke Seite tritt weniger als vorher zurück; beim Wiederauftreten des linken Bauchborstenpaares liegen die beiden Ganglienketten einander zwar noch nicht wieder

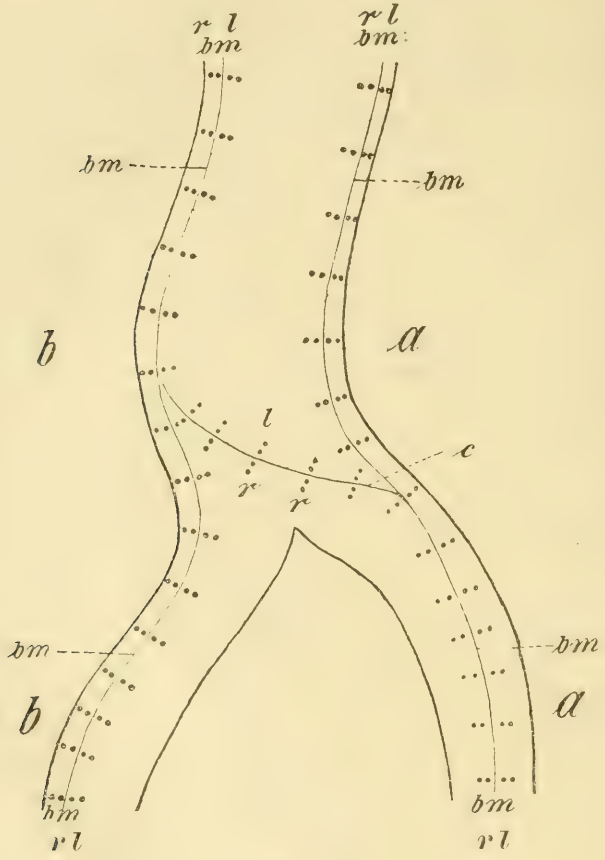


Fig. A.

Schematische Darstellung des Verlaufs der Bauchganglienketten, der Schräg-commissur und der Borstenreihen an der hintern Gabelungsstelle des Doppel-individuums. *a* und *b* die beiden Componenten der Doppelbildung, *bm* Bauchmark, *c* Commissur zwischen den beiden Ganglienketten, *l* und *r* linke und rechte Borstenreihe.

gegenüber, aber die grosse Differenz auf der einen und der andern Seite beginnt sich wieder auszugleichen; beim Wiederauftreten des Seitenborstenpaares ist dies bereits noch mehr der Fall, das Bauchmark jedes der beiden Individuen nimmt seine normale Lage dia-

metral gegenüber dem andern wieder ein, die Bauch- und Seitenborstenreihen beider Hälften zeigen eine durchaus regelmässige Anordnung.

Die auf eine ziemliche Strecke ungleichmässige Ausbildung beider Individuen der Doppelbildung giebt sich, wie man sieht, auch äusserlich durch das Zurücktreten eines Organsystems, der Borstenreihen, zu erkennen. Weiter nach hinten zu ist die Anordnung der Borstenreihen eine ganz regelmässige, wie dies aus den Figg. 9 bis 16 ohne Weiteres zu erkennen ist. Der Uebergang von der gemeinsamen Körperpartie auf die freien Hinterenden vollzieht sich nicht so regelmässig und zwar deshalb nicht, weil jene schräge Commissur, die wir an der Basis der freien Hinterenden, zwischen den beiden Bauchganglienketten, auftreten sahen, in ganz ähnlicher Weise wie das Bauchmark eines normalen Wurms von den beiden Borstenreihen jederseits begleitet wird (Fig. 11).

An der Stelle, wo sich die Schrägcommissur vom Bauchmark b abzweigt, erfahren auch die Borstenreihen eine Gabelung, und zwar ist dies mit der linksseitigen Bauch- und Seitenreihe des Individuums b der Fall, während die rechtsseitigen Bauch- und Seitenreihen ohne wesentliche Ablenkung weiter laufen (Fig. A). Wie das Doppelindividuum an dieser Stelle hinsichtlich des Nervensystems eine Verdreifachung erfährt, so verhält es sich auch in Bezug auf die Borstenreihen, denn nicht nur ein Umbiegen der linksseitigen Borstenreihen findet statt, sondern im ganzen Verlauf der Commissur treten die normalen 4 Borstenreihen auf (Fig. A und Fig. 11). Diese gehen dann in die Borstenreihen des Individuums a über, wobei wieder jene schon bei Besprechung des Centralnervensystems erwähnte Verlagerung der Körperregionen in Betracht kommt, wie sie beim Zusammentreten der Schrägcommissur und des Bauchmarks a bemerkbar wird (Fig. 11—16).

Bei Betrachtung der schematischen Fig. A und ganz besonders der Schnittbilder (Fig. 11—16) ergiebt sich zunächst scheinbar das Resultat, als ob die rechtsseitigen Borstenreihen des einen Individuums (b) und die linksseitigen des andern (a) als die endgültigen Borstenreihen am Hinterende a verwendet würden (Fig. 11—16) und in dieses somit verschiedene Körperregionen der beiden Componenten übergingen, doch ist dies nur scheinbar der Fall und hängt mit dem Auftreten der hier stattfindenden nervösen Verbindung beider Individuen zusammen. Die rechts von der Commissur verlaufenden Borstenreihen (Fig. 11) setzen sich in die Borstenreihen rechts

vom Bauchmark des Individuums a fort (Fig. A, Fig. 11—16), während die Borstenreihen links von dem Bauchmark a an dem Individuum a ihre Stellung beibehalten (Fig. 11—16 und Fig. A). Die linksseitigen Borstenreihen der Commissur und die rechtsseitigen Borstenreihen von a werden ausgeschaltet, wie ebenfalls die Schnitte (Fig. 11—16) und die schematische Fig. A erkennen lassen. Zum wenigsten kann man den Verlauf der Borstenreihen am verständlichsten so darstellen, wenn man nicht, ohne Beachtung der Commissur, die Borstenreihen einfach nach hinten weiter verfolgen will. Zur Erläuterung der Fig. A sei hinzugefügt, dass der Verlauf der Nervenstränge und Borstenreihen zur Ergänzung der Schnitte sich natürlich besser an einem Modell als an dieser in die Ebene projicirten Figur darstellen lässt; sie wurde nach einem solchen entworfen, doch ist sie ganz schematisch gehalten, indem auch die bei dieser Ansicht nicht sichtbaren Borstenreihen eingezeichnet wurden.

Auf das muthmaassliche Zustandekommen embryonaler Doppelbildungen und ihre Beziehungen zu den ähnlichen, durch Regeneration entstandenen Formen wird weiter unten noch einzugehen sein.

Regenerative Doppelbildungen.

Bei den ziemlich ausgedehnten Regenerationsversuchen, die ich an Lumbriciden vornahm, ergaben sich auch einige Doppelbildungen. Im Vergleich zu der Anzahl der beobachteten Stücke, die mehr als 4000 betrug, waren es nicht viele, nämlich fünf, die wirklich gut ausgebildet waren; sie sollen hier beschrieben werden. In allen fünf Fällen handelt es sich um regenerative Neubildungen am Vorderende.

I.

Ich lasse ein Stück vorausgehen, bei dem nicht nur eine Doppelbildung, sondern eine Dreifachbildung am Vorderende stattfand (Fig. 2, Taf. 13). Es handelt sich um ein hinter der Genitalregion gelegenes Stück einer mittelgrossen, nicht völlig geschlechtsreifen *Allolobophora terrestris*, das aus 19 Körperringen bestand, von denen drei vordere und ein hinterer verletzt waren (Fig. 2). Ein Kopfstück von 6—8 Segmenten und die Genitalregion waren entfernt, worauf der Wurm 19 Segmente weiter nach hinten durchschnitten wurde. Das Stück war 11 mm lang und bildete ein hinteres Regenerat von 5 mm Länge und 29 Segmenten (Fig. 2); nach vorn entstand eine Regenerations-

knospe, die sich Anfangs von derartigen Vorderregeneraten nicht unterschied, sich am Vorderende verjüngte und hier eine Oeffnung zur Entwicklung brachte. Dieser Theil des Vorderregenerats gab sich auch späterhin noch durch seine dunklere Färbung und opake Beschaffenheit als der ältere zu erkennen.

An diesem Vorderregenerat, also auf neugebildeter Basis aufsitzend, kamen später zwei neue Regenerationsknospen zur Ausbildung, die der ersten seitlich ansassen und ganz ähnlich wie sie geformt waren (Taf. 13, Fig. 2). Die drei Vorderregenerate bestanden, abgesehen von der ebenfalls neu gebildeten Basis, aus 6 bis 8 Segmenten und massen etwa 0.8 mm. Das ganze Stück bewegte sich lebhaft in der Richtung des Vorderendes und wurde 97 Tage nach dem Zerschneiden des Wurmes abgetödtet.

Die Untersuchung einer Frontalschnittserie zeigte, dass sich in allen drei Vorderregeneraten der Darmcanal des Hauptstücks in Verbindung mit der vorn am Regenerat ventral gelegenen Oeffnung befand. In den hier beigegebenen Figuren ist dies nicht besonders dargestellt, doch ergiebt es sich immerhin aus Fig. B und C, von denen die eine (C) am linken Regenerat die Vorderdarmhöhle von der Mundöffnung bis zur Mitteldarmhöhle erkennen lässt und daneben die Darmhöhle des mittlern und rechten Regenerats in Verbindung mit der Mitteldarmhöhle zeigt. Die Ausmündung ist an dem mittlern Regenerat nicht getroffen, dagegen ist sie am rechten Regenerat zu erkennen, an welchem jedoch auf diesem Schnitt die mittlere Partie des Vorderdarms fehlt (Fig. C). Die Ausmündung der Darmhöhle des Mittelregenerats ist in Fig. B dargestellt. Schon diese beiden Figuren lassen erkennen, dass in allen drei Regeneraten eine vollständige Verbindung der Oeffnung mit dem Mitteldarm besteht.

Die Darmpartie der Regenerate zeigt vielfache Faltungen; von den Differenzirungen des normalen Vorderdarms lässt sie vorläufig nichts erkennen; sie wird von einem hohen Epithel gebildet, welches am ehesten dem des Mitteldarms gleicht. Ueber die Entstehung dieser Darmpartien ist an dem vorliegenden Stück nichts festzustellen. Joest fand bei einem vordern Doppelregenerat von *Allolobophora terrestris* die Mundöffnung des einen Regenerats nur mit einer tiefen Einsenkung des Körperepithels und nicht mit dem Mitteldarm in Verbindung, woraus auf eine ectodermale Herkunft des Vorderdarms dieser Regenerate oder doch eines Theiles desselben zu schliessen wäre. Darüber lässt sich, wie gesagt, in unserm Fall keine Ent-

scheidung treffen, da eben in allen drei Regeneraten die Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm vorhanden ist.

Aus weiterhin zu ersehenden Gründen muss festgestellt werden, ob es sich bei diesen Regeneraten wirklich um eine Neubildung des Vorderendes handelt. Aus dem Verhalten des Centralnervensystems ist dies leicht zu erkennen. Sowohl in dem linken wie in dem rechten Regenerat findet sich ein ganz normal ausgebildetes oberes Schlundganglion, welches in dem Schnitt der Fig. B theilweise ge-

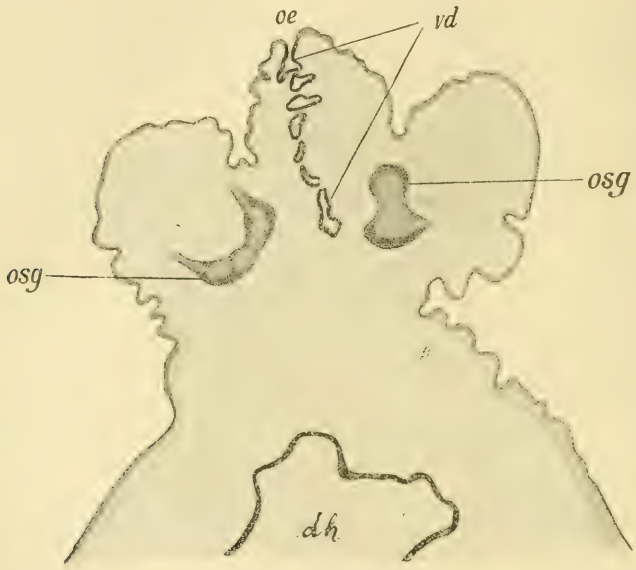


Fig. B.

Fig. B—D. Frontalschnitte durch das Vorderende des in Fig. 2 (Taf. 13) dargestellten vorn dreifach regenerirten Stückes (Zeiss Oc. 3 Obj. a_3). B zeigt die obern Schlundganglien (*osg*), C die Schlundcommissuren (*sc*), D die vordern Bauchmarkenden (*bm*) bezw. untern Schlundganglien. *dh* Darmhöhle, *oe* Mundöffnungen, *vd* Vorderdarm.

troffen ist. Von dem Gehirn ziehen die beiden Schlundcommissuren neben dem Vorderdarm (Fig. C *sc*) hinunter nach dem untern Schlundganglion, also ebenfalls das Verhalten eines normalen Vorderendes. An der Ventralseite finden sich in der Dreizahl die vordern Endigungen des Bauchmarks (Fig. D *bm*). Diese vereinigen sich jedoch nach hinten sehr bald. Das Hauptbauchmark bildet hier einen sehr umfangreichen Knoten, von dem die drei kurzen Gabelungen

ausgehen, die übrigens alle drei die normale bilaterale Ausbildung zeigen (Fig. D). Nach hinten hin setzt sich das Bauchmark in der gewöhnlichen Weise fort.

Das vorstehend geschilderte Verhalten des Centralnervensystems gilt für die beiden seitlichen Vorderregenerate, jedoch nicht für das

Fig. C.

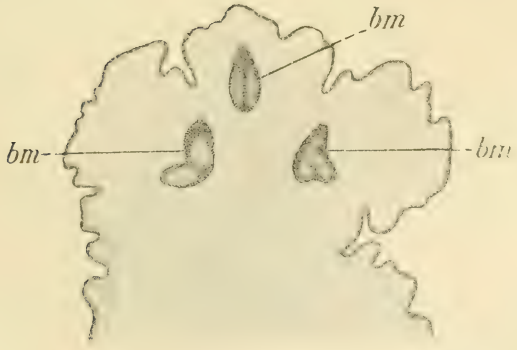


Fig. D

mittlere: in ihm ist zwar auch die besondere Endigung des Bauchmarks vorhanden (Fig. D), jedoch fehlt das obere Schlundganglion. Man könnte hieraus den Schluss ziehen, es handle sich nicht um ein Vorder- sondern um ein Hinterregenerat, die Oeffnung am

Ende sei keine Mund- sondern eine Afteröffnung, kurz, man habe es mit einer Heteromorphose zu thun, von welcher weiter unten noch die Rede sein wird.

Abgesehen davon, dass es nicht besonders wahrscheinlich wäre, wenn an ein und demselben Regenerat zuerst ein Hinterende und daneben zwei Vorderenden gebildet würden, scheint mir das Verhalten der Nephridien zu den Dissepimenten dafür zu sprechen, dass es sich bei dem mittlern Regenerat ebenfalls um ein Vorderregenerat handelt. Allerdings muss hinzugefügt werden, dass diese Verhältnisse nicht besonders klar liegen; obwohl die Nephridien eine gute Ausbildung zeigen, sind die Dissepimente einander sehr genähert und verlaufen etwas unregelmässig, die Segmenthöhlen sind sehr schmal, und die Nephridien drängen sich an verschiedenen Stellen dicht an die Dissepimente heran, so dass es schwierig ist, das Verhalten der Trichter mit Sicherheit festzustellen, zumal nur wenige Segmente vorhanden sind.

Obwohl der Beweis dafür, dass das mittlere Regenerat ein wirkliches Kopfregenerat ist, mit Sicherheit nicht zu führen war, möchte ich dies doch annehmen. Das Fehlen des in den beiden Seitenregeneraten gut entwickelten Gehirns ist allerdings sehr auffällig; es müsste sich dann um eine Anomalie handeln und zwar um eine noch weiter gehende, als Joest sie von der vorher schon erwähnten regenerativen Doppelbildung beschrieb, bei welcher in dem einen von beiden Vorderregeneraten nur eine Schlundcommissur vorhanden ist und das obere Schlundganglion gewissermaassen nur aus dem verdickten Ende des Bauchmarkastes besteht, der sich hier nach der Dorsalseite hinauf umkrümmt. Die Bildung des obern Schlundganglions wäre also im vorliegenden Fall (bei dem mittlern Regenerat) unterblieben.

Das Rückengefäss setzt sich in die 3 Vorderregenerate ebenso wie in das Hinterregenerat fort (Fig. 2, Taf. 13), und auch das Bauchgefäss wie das Unternervengefäss sind in die einzelnen Regenerate zu verfolgen.

Das Hinterregenerat dieses Stückes zeigt keine Besonderheiten, Darmcanal, Bauchmark und auch die Gefässe des Hauptstückes setzen sich in der gewöhnlichen Weise in das Regenerat fort, und auch die übrigen Organe sind in normaler Weise ausgebildet.

Abgesehen von der Dreifachbildung des Vorderendes bietet das vorliegende Stück auch in so fern Interesse, als es sich um ein Stück handelt, welches hinter der Genitalregion liegt und dem mindestens

15 Vordersegmente fehlen und das trotzdem neue Vorderenden bildet, die mit den hauptsächlichsten Organen: Vorderdarm, oberm und unterm Schlundganglion, Gefässen und Nephridien ausgerüstet sind. Eine Neubildung des Vorderendes sollte nach Verlust von 15 und mehr Segmenten nach frühern Angaben ausgeschlossen sein oder doch nur ganz ausnahmsweise vorkommen (Hescheler, Morgan).

II.

Das in Fig. 3 (Taf. 13) abgebildete nach vorn und hinten regenerirte Stück gehört ebenfalls einer mittelgrossen, nicht geschlechtsreifen *Allolobophora terrestris* an und ist der Region hinter der Genitalgegend entnommen. Es umfasste 14 Körperringe und misst 7 mm, ebenso lang war das vordere Regenerat bei einer Segmentzahl von 36; das hintere Regenerat war 9 mm lang und bestand aus 55 Segmenten; neben dem vordern Regenerat befand sich ein kleineres 2 mm langes und aus 16 Segmenten bestehendes Regenerat (Fig. 3).

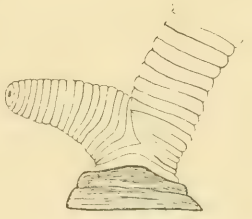


Fig. E.
Gabelungsstelle des vordern Doppelregenerats (Taf. 13, Fig. 3), von der Ventralseite gesehen.

Die Operation war am 3. Januar vorgenommen worden, Mitte März, also nach Verlauf von $2^1/_2$ Monaten, zeigte das Stück nur ein einfaches Vorder- und Hinterregenerat, erst dann trat allmählich das zweite Regenerat am Vorderende auf, am 13. April, am 100. Tage nach der Operation, wurde das Stück conservirt.

Die äussere Betrachtung lässt erkennen, dass das kleinere Vorderregenerat von der Basis des Hauptregenerats, also von neugebildeten Theilen ausgeht, in ähnlicher Weise wie dies vorher von dem dreifachen Regenerat (I, Taf. 13, Fig. 2) dargestellt wurde (Fig. 3). Die Segmentgrenzen verlaufen hier unregelmässig, und die Segmente schieben sich zwischen einander hinein. Da das Regenerat an der rechten Seite sitzt, reichen die Segmentgrenzen hier an der Basis nur etwa bis zur Mittellinie oder noch nicht so weit. Die Fig. 3 und E lassen dieses Verhalten von der dorsalen und ventralen Seite erkennen.

Alle drei Regenerate zeigen bei äusserer Betrachtung das gewöhnliche Verhalten: sie erscheinen weit zarter als der Hauptkörper, obwohl die frühere Durchsichtigkeit bereits grösstentheils geschwunden ist. Immerhin lassen sich in alle drei Regenerate die Abzweigungen

der Gefässe, besonders des Rückengefässes verfolgen, und seitlich davon erkennt man in der Rückenansicht die beiden Gruppen der Chloragogenzellen noch sehr deutlich. — Die Fortbewegung erfolgt in der Richtung des grössern Vorderregenerats mit gelegentlichen Abweichungen in derjenigen des vordern Nebenregenerats.

Hinsichtlich des mikroskopischen Befundes ist über das am Hinterende befindliche Regenerat Besonderes nicht zu sagen, es zeigt die gewöhnlichen Verhältnisse der Hinterregenerate. Der Darmcanal des Hauptstückes setzt sich in das Regenerat fort und endet am letzten Segment mit einer normalen Afteröffnung; ebenso geht das Bauchmark des Hauptstücks in dasjenige des Regenerats über, und das Gleiche gilt für die Gefässe, wie auch die übrigen Organsysteme ein normales Verhalten zeigen.

Von grösserm Interesse ist der mikroskopische Befund bei den beiden Vorderregeneraten. Schon die äussere Beschaffenheit und vor Allem die beiden vordern Enden schienen darauf hinzuweisen, dass man es hier nicht mit einer Neubildung von wirklichen Vorderenden zu thun hat, sondern dass es sich vielmehr um zwei Hinterenden handelt und somit eine Heteromorphose vorliegt, wie sie von Caullery u. Mesnil für einen polychäten Anneliden und von Morgan für Lumbriciden beschrieben wurde (vgl. weiter unten S. 290). Die mikroskopische Untersuchung bestätigt diese Vermuthung.

In ganz ähnlicher Weise wie beim Hinterregenerat setzt sich der Darmcanal in den des linksseitigen, langen Vorderregenerats fort: die Ausmündung zeigt den Charakter einer Afteröffnung. Von den Differenzirungen, wie sie dem Vorderdarm eigenthümlich sind, ist nichts zu bemerken, und, wie schon erwähnt, zeigt das Vorderende auch äusserlich keine kopfähnliche Gestaltung. Von Bedeutung hierfür erschien das Verhalten des Centralnervensystems. Das Bauchmark des Hauptstücks setzt sich einfach in das des Regenerats fort und endet peripher in der für Hinterenden charakteristischen Weise: von einem obern Schlundganglion ist keinerlei Andeutung vorhanden. Wenn sich schon hierdurch dieses Vorderregenerat als ein Hinterende zu erkennen giebt, so wird dies bestätigt durch das Verhalten der Nephridien, deren Trichter (nach der Orientirung des Hauptstücks gerechnet) nicht vor, sondern hinter den Dissepimenten liegen, während sich die zugehörigen Schleifencanäle in dem davor gelegenen Segment finden und in diesem ausmünden, also die umgekehrte Lagerung wie im normalen Körper zeigen. Damit documentirt sich das linke, lange Vorderregenerat zweifellos als ein Hinterende. Es sei

noch erwähnt, dass die Gefässe des Hauptstücks sich in der gewöhnlichen Weise in diejenige des Vorderregenerats fortsetzen.

Auch das vordere Nebenregenerat hat den Charakter eines Hinterendes, stellt also ebenfalls eine Heteromorphose dar. Vom Hauptregenerat zweigt sich der Darm sowie über und unter ihm Rücken- und Bauchgefäss ab. Die Ausmündung des erstern zeigt auch hier ganz die Beschaffenheit des Afters, wie das periphere Ende des Regenerats überhaupt die Gestaltung eines Hinterendes besitzt. Von der aus dem Hauptstück in das längere Vorderregenerat übergehenden Bauchganglienkette zweigt sich das Bauchmark des Nebenregenerats ab, ohne dass sich dabei eine besonders starke Verdickung der Ganglienmasse bildete; auch im Nebenregenerat endet das Bauchmark wie bei einem gewöhnlichen Hinterende; ein oberes Schlundganglion oder Andeutungen eines solchen sind auch hier nicht vorhanden. Die Trichter der Nephridien liegen (nach der Orientirung des Hauptstücks gerechnet) hinter den Dissepimenten und die zugehörigen Schleifencanäle in den vorhergehenden Segmenten, in denen sie ausmünden. Alles dies beweist, dass auch das vordere Nebenregenerat ein Hinterende ist.

Somit sehen wir hier das sonderbare Verhalten, dass ein hinter der Genitalregion entnommenes Stück drei Hinterenden neu gebildet hat, das eine, nach hinten gerichtete, normaler Weise, die beiden andern, vorn ansitzenden, als Heteromorphosen.

III.

Das nunmehr zu besprechende, ebenfalls mit einer vordern Doppelbildung versehene Stück entstammt wie das vorher beschriebene Stück der hinter der Genitalregion gelegenen Körperpartie einer mittelgrossen, nicht geschlechtsreifen *Allolobophora terrestris*. Es war 9 mm lang und umfasste 15 Segmente, wovon zwei vordere und fünf hintere mehr oder weniger stark verletzt wurden (Taf. 13, Fig. 4). Dieses Stück entwickelte zunächst nur ein hinteres Regenerat, welches zu recht bedeutender Länge heranwuchs. Erst einige Zeit später, als dies bereits eine ziemliche Stärke erlangt hatte, kam das Vorderregenerat zur Ausbildung, wie überhaupt eine solche zeitliche Verschiedenheit im Auftreten der Regenerate häufig beobachtet wird. In Folge dessen zeigte das Hinterregenerat schon recht breite Segmente und erschien ziemlich opak, während das Vorderregenerat aus ganz schmalen, zumal an der Spitze sehr wenig

ausgebildeten Segmenten bestand und noch sehr durchsichtig war. Anfangs war auch nur ein vorderes Regenerat vorhanden; erst als dieses mehr erstarkt und dem Hinterregenerat ähnlich geworden war, trat an seiner Basis noch ein kurzes Nebenregenerat auf (Fig. 4). Die Fortbewegung erfolgte in der Richtung des Vorderregenerats. Drei Monate und 11 Tage nach der Operation wurde das Stück conservirt und zeigte dann die in Fig. 4 wiedergegebene Form.

Das Hinterregenerat maass 9,2 mm und bestand aus 51 Segmenten, das grosse Vorderregenerat war 7,6 mm lang und zählte 57 Segmente; beide Regenerate zeigten am peripheren Ende die Gestaltung eines normalen Hinterendes, und die hier gelegene Oeffnung glich durchaus einer Afteröffnung; am lebenden Object sah man sehr gut das Rücken- und Bauchgefäss des Hauptstücks in die entsprechenden Gefässe der Regenerate sich fortsetzen und ebenso die Blutwellen in die Regenerate übergehen bezw. umgekehrt sich von diesen in das Hauptstück fortsetzen.

Das kurze Vorderregenerat sitzt an der Basis des vordern Hauptregenerats auf, entstand also aus neu gebildetem Gewebe (Fig. 4). Es besteht aus 8 Segmenten und misst 1,5 mm in der Länge. Die Segmentgrenzen verlaufen hier unregelmässig, erscheinen unterbrochen, oder die Segmente schieben sich in einander ein, indem sie die gegenüber liegende Körperseite nicht erreichen. Von der Bauchseite erkennt man an der Basis des Vorderregenerats drei vollständige, neu gebildete Segmente, dann schiebt sich das Nebenregenerat ein, die übrigen Segmente aus einander drängend. Auch dieses Regenerat lässt schon bei äusserlicher Betrachtung eine endständige Oeffnung erkennen, die einer Afteröffnung zu entsprechen scheint, womit auch die ganze Form der Endsegmente harmonirt.

Die mikroskopische Untersuchung lieferte ein sehr ähnliches Ergebniss wie bei dem unter II beschriebenen doppelt regenerirten Stück. Wie in das Hinterregenerat setzen sich auch in das Vorderregenerat Darmcanal, Rücken- und Bauchgefäss sowie die Ganglienkette fort. Ein oberes Schlundganglion ist nicht vorhanden, die Nephridialtrichter liegen im Hinterregenerat vor, im Vorderregenerat hinter den Dissepimenten, letzteres hat also den Charakter eines Hinterendes, und wir haben ebenfalls eine Heteromorphose vor uns. Diese Befunde durch Abbildungen zu erläutern, erschien ebenso wie im Fall II unnöthig, da sie kaum etwas Besonderes bieten.

Das vordere Nebenregenerat dieses Stückes ist weit weniger differenzirt als das bei II beschriebene. Der Darm des Hauptstücks

sendet ein weites Divertikel in das Regenerat; dieses Divertikel legt sich mit dem ebenfalls weit und aufgetrieben erscheinenden Ende dicht an die Körperwand an, um mit deren äusserm Epithel zu verschmelzen. Die hier gebildete Oeffnung zeigt somit einen sehr einfachen Charakter, wie dies von der Entstehung des Afters auch bei andern Oligochäten bekannt geworden ist (v. Wagner, Abel, Nusbaum). Ob ihr bei eventuellem weitern Wachsthum des Regenerats noch eine Einsenkung des Epithels gefolgt wäre, lässt sich hier nicht entscheiden.

Trotz der im Ganzen noch recht zurück gebliebenen Differenzirung des Nebenregenerats enthält es doch bereits Abzweigungen der Blutgefässe. Von dem Bauchmark des Hauptregenerats geht eine Abzweigung ab, die sich bis an die Spitze des Nebenregenerats fortsetzt; Andeutungen eines dorsalen Ganglions sind auch hier nicht vorhanden. Das Verhalten der Nephridien liess sich bei der geringen Segmentzahl des Regenerats und nicht besonders günstiger Schnittführung nicht mit Sicherheit feststellen, immerhin dürften die gemachten Angaben genügen, um auch in diesem kurzen Regenerat die Anlage eines Hinterendes und somit ebenfalls eine Heteromorphose zu erblicken.

IV.

Das in Fig. F dargestellte vordere Doppelregenerat gehört ebenfalls der hinter der Genitalregion gelegenen Körperpartie einer nicht geschlechtsreifen, mittelgrossen *Allolobophora terrestris* an. Das zugehörige Stück umfasste 18 Segmente, wovon die beiden ersten und letzten angeschnitten waren. Es bildete nach hinten ein sehr umfangreiches 9 mm langes, 58 Segmente zählendes Regenerat, und als dieses schon ziemlich weit entwickelt und sehr voluminös geworden war, entstand auch ein Vorderregenerat, an dessen Ventralseite dann, dicht von der Basis ausgehend, noch ein zweites Vorderregenerat zur Ausbildung kam (Fig. F). Die Fortbewegung des Stückes erfolgte in der Richtung des Vorderregenerats.

Fig. F.
Doppeltes Vorderregenerat (IV) von der Ventralseite gesehen.

Das grössere Vorderregenerat maass 2 mm und zählte 20 Segmente, das kleine Regenerat bestand aus 10 Segmenten und war nur 0,8 mm lang. Im Alter von 3 Monaten nach der Operation wurde das ganze Stück conservirt. Leider erlitt es später am Vorderende eine Verletzung, so dass die mikroskopische Unter-

suchung, zumal des kleinern Regenerats, keine vollständige sein konnte.

Wie in den beiden vorher beschriebenen Fällen erweist sich auch hier das grössere Vorderregenerat als eine durch Heteromorphose entstandene Bildung. Der im Hauptstück recht weite Darmcanal verengert sich nach vorn bedeutend und geht so in das längere der beiden Vorderregenerate über, um an dessen Ende durch die einem normalen After ganz ähnliche Oeffnung auszumünden. Ein oberes Schlundganglion ist nicht vorhanden. Das Bauchmark erfährt an der Stelle, wo es aus dem Hauptstück in das Regenerat übergeht, eine starke, bajonetförmige Knickung und zwar deshalb, weil sich die Körperwand an der Ventralseite stark nach innen gekrümmt, wie eingerollt hat. Dadurch erscheint das Regenerat an dieser Stelle tief in das Vorderende des Hauptstücks eingesenkt, und es ist von Interesse, wie das Rückenmark, um über diese Partie hinweg zu kommen, die erwähnte Biegung durchmachen musste. Es verläuft dann im Regenerat gerade gestreckt und ist nur viel weniger umfangreich als im Hauptstück. An der Spitze des Regenerats endet es auf die Weise, wie dies sonst am Ende der Hinterregenerate der Fall ist. Auch hierdurch giebt sich dieses Regenerat als ein Hinterregenerat zu erkennen, obwohl es dem Vorderende ansitzt. Dies wird weiter durch das Verhalten der Nephridien bestätigt, deren Trichter hier in besonders klarer Weise hinter den Dissepimenten, d. h. gegen die Basis des Regenerats gerichtet liegen, während sich die zugehörigen Nephridialcanäle in dem davor gelegenen Segment befinden und auch in diesem ausmünden.

Die Gefässe zeigen in diesem sehr gut ausgebildeten Regenerat das gewöhnliche Verhalten und erscheinen als Fortsetzungen der entsprechenden Gefässe des Hauptstücks.

Auch das vordere Nebenregenerat enthält die Fortsetzung der genannten Organe des Hauptstücks bezw. des grössern Vorderregenerats, doch genügte der Erhaltungszustand nicht, um festzustellen, ob es sich hier ebenfalls um ein Hinterregenerat, trotz der Lage am Vorderende, handelt. Aus der Analogie mit den vorher beschriebenen Fällen wird man dies jedoch ohne Weiteres annehmen dürfen.

Das hintere Regenerat dieses Stückes zeigte keine Besonderheiten, sondern liess ganz die Ausbildung derartiger schon recht weit entwickelter Regenerate erkennen. Die einzelnen Organe bildeten die

Fortsetzung derjenigen des Hauptstücks und endeten am Hinterende in normaler Weise.

V.

Das hier zu beschreibende Stück entstammt der Clitellarregion einer geschlechtsreifen *Allolobophora terrestris*, es umfasste 22 und einige angeschnittene Segmente und mass (ohne Regenerate) 10,1 mm. Es bildete zunächst ein langes Hinterregenerat, welches allmählich bis zur Länge von 10,3 mm heranwuchs und dabei sehr dick wurde, so dass es ganz undurchsichtig erschien, aber durch seine hellere Färbung immer noch stark von dem Hauptstück abstach (Taf. 13, Fig. 5). Es liess am Ende eine deutliche Afteröffnung erkennen.

Am Vorderende trat ebenfalls ein Regenerat auf, welches jedoch verhältnissmässig kurz blieb, obwohl es eine bedeutende Breite zeigte (Fig. 5 und Fig. G); es mass etwa 2,6 mm und liess auf der linken Seite 12, auf der rechten Seite 15 Segmente erkennen. Das Vorderregenerat erscheint am Vorderende wie gespalten, da sich hier zwei, freilich nur unvollständig von einander getrennte Regenerate gebildet haben. Nur am freien Ende erlangen die Segmente beider Vorderregenerate eine Selbständigkeit, weiter nach hinten gehen die Segmente beider Seiten bei recht unregelmässiger Ausbildung in einander über oder schieben sich auch zwischen einander ein; an der Basis sind die Segmente beiden Regeneraten gemeinsam. Die Figg. 5 und G lassen dies von der dorsalen und ventralen Seite erkennen. An beiden Zipfeln ist unter den sich darüber hin krümmenden vordersten Segmenten eine Oeffnung wahrzunehmen. Die Fortbewegung erfolgte in der Richtung des Vorderregenerats. Das Stück wurde 94 Tage nach Vornahme der Operation in dem hier abgebildeten Zustand conservirt.

Fig. G.
Doppeltes Vorderregenerat (V) von der Ventralseite gesehen.

Obwohl die Ausgestaltung der beiden Vorderregenerate eine wenig regelmässige ist, so lässt die Form der Endsegmente doch eher auf Kopfenden schliessen, und diese Auffassung wird durch die mikroskopische Untersuchung bestätigt. Das weiter nach vorn ragende, rechtsseitige Regenerat trägt eine weite Oeffnung, welche ganz in der

Weise einer Mundöffnung angebracht ist und einer solchen auch bezüglich ihrer Auskleidung gleicht, und dies gilt ebenfalls für die Mundhöhle, welche dieselben Verhältnisse wie bei einem normalen Wurm erkennen lässt. Die Mundhöhle erscheint von den Seiten her abgeplattet. Ihr schliesst sich ein umfangreicher Abschnitt des Darmcanals an, der die Structur des musculösen Schlundkopfes zeigt (Taf. 13, Fig. 7), also eine sehr dicke Wand besitzt. Dieser Abschnitt geht dann freilich nach hinten allmählich in einen Theil des Darmcanals über, der die Structur des normalen Mitteldarms aufweist. Ein abnormes Verhalten des Vorderdarms zeigt sich darin, dass er vielfach Falten und Divertikel bildet, die normaler Weise nicht vorhanden sind (Fig. 7). Ein umfangreicheres Divertikel erstreckt sich in das zweite, linksseitige Vorderregenerat, dessen Mundöffnung und Mundhöhle nicht so regelmässig gebildet sind wie die des rechten Vorderregenerats, da ihre Wand vielfach Falten bildet, die im normalen Zustand nicht vorhanden sind (Fig. 7). Die Mundöffnung dieses Regenerats (Fig. 7 *oe*) ist nach derselben Seite wie die des andern gerichtet.

Etwas eigenartige Verhältnisse bietet das Centralnervensystem der beiden Vorderregenerate dar. Das Bauchmark des Haupstücks setzt sich in das rechte Vorderregenat bis weit nach vorn fort, aber eine oberes Schlundganglion, das man nach der äussern Gestalt dieses Regenerats und dem Verhalten seines Darmcanals hier erwarten sollte, ist nicht vorhanden, dagegen findet sich etwas derartiges in dem linksseitigen Vorderregenerat. Zu diesem geht von dem die Fortsetzung des Hauptbauchmarks bildenden Bauchmark des rechtsseitigen Vorderregenerats ein mächtiger Nervenstrang hin, der das Bauchmark dieses Regenerats darstellt (Fig. 7 u. 8). Aber es findet sich nicht nur an der Ventralseite eine Ganglienmasse, sondern die Bauchganglienkette biegt an der rechten Seite des Schlundes in ziemlicher Stärke nach der Dorsalseite um und bildet hier einen dorsal gelegenen Ganglienknoten (Fig. 7). Zu dieser stärkern rechtsseitigen Schlundcommissur kommt noch eine etwas weniger starke, aber immerhin recht umfangreiche linksseitige Schlundcommissur hinzu, welche die dorsal gelegene Ganglienmasse auf der andern Seite des Schlundes mit dem Bauchmark vereinigt. Somit hat man hier eine zwar sehr kurze und gedrungene Bauchganglienkette (Fig. 8) und ein oberes Schlundganglion mit den Schlundcommissuren vor sich.

Die hier geschilderten Verhältnisse des Centralnervensystems

erinnern an die von Joest (1897, p. 538) für ein doppeltes Vorderregenerat von *Allolobophora terrestris* beschriebenen. Es handelte sich dort ebenfalls um zwei kurze Vorderregenerate, bei deren einem beide Schlundcommissuren vorhanden waren, während bei dem andern ein oberes Schlundganglion nur durch das Umbiegen des Bauchmarks zu Stande kam und die andere Schlundcommissur fehlte. Bei dem einen der hier beschriebenen vordern Regenerate ist es auch dazu nicht gekommen und ein oberes Schlundganglion überhaupt nicht gebildet worden.

Bezüglich der Blutgefässe sei erwähnt, dass sich sowohl das Rückengefäss wie das supra- und infraneurale Gefäss in das rechtsseitige Vorderregenerat fortsetzen; in dem linken Vorderregenerat tritt ein sehr umfangreiches supraneurales Gefäss auf (Fig. 8), das sich von dem entsprechenden Gefäss des rechten Regenerats bezw. des Hauptstücks abzweigt. Auch das Rückengefäss des rechten Regenerats verbreitert sich gegen das linke Regenerat hin und bildet hier ein zipfelförmiges Divertikel, ohne dass es zur Ausbildung eines wirklichen Rückengefässes für das andere Regenerat kommt, wie überhaupt die Gefässe in diesen Regeneraten ziemlich anormal ausgebildet sind; so ist das Rückengefäss des rechten Regenerats ausserordentlich voluminös (Fig. 7 und 8).

Ueber das Verhalten der Nephridien vermochte ich an diesen kurzen, nur aus verhältnissmässig wenigen Segmenten bestehenden Regeneraten mit Sicherheit nichts festzustellen. Das gut ausgebildete und weit entwickelte Hinterregenerat bietet das gewöhnliche Verhalten derartiger Regenerate dar, die von den normalen Organisationsverhältnissen kaum abweichen.

Bei den verschiedenen Doppelbildungen von Anneliden, die man im erwachsenen Zustand auffand, beanspruchte die Frage ein besonderes Interesse, auf welche Weise sie zu Stande gekommen sein möchten, nämlich ob die Doppelbildung bereits aus der Embryonalzeit herrührt oder aber erst später, und zwar in Folge einer abnormen Regeneration, entstanden sei. Die Frage wurde je nach der Beschaffenheit der betr. Doppelbildungen nach der einen oder andern Richtung beantwortet und dann gewöhnlich im Sinne dieses Befundes für die Doppelbildungen überhaupt verallgemeinert. Hier

liegt nun eine Anzahl von Fällen vor, bei denen die Doppelbildungen mit völliger Sicherheit sowohl auf embryonale wie auf regenerative Entstehung zurückzuführen sind.

Schwierig zu beantworten ist die Frage nach dem Zustandekommen der bereits während der Embryonalzeit entstandenen Doppelbildungen. Die Vermuthung, dass sie durch Verwachsung mehr oder weniger weit entwickelter Embryonen zu Stande gekommen sein könnten, hat wenig Wahrscheinlichkeit für sich, sondern es handelt sich jedenfalls um eine bereits in sehr früher Embryonalzeit im Keim eintretende Sonderung zweier Partien und (je nach dem Charakter der Doppelbildung) mehr oder weniger getrennte Weiterentwicklung derselben. Dies lässt sich mit ziemlicher Bestimmtheit aus den von Kleinenberg und Vejdovský gemachten Beobachtungen entnehmen.

Aus den frühern Angaben von Dugès, sowie von Ratzel u. Warschavsky, besonders aber aus den eingehenden Untersuchungen von Kleinenberg ist bekannt, dass bei *Allolobophora trapezoides* Zwillingsbildungen ganz ungemein häufig sind. Vejdovský hat diese dann sowohl auf frühern wie auch auf den hier ganz besonders interessirenden spätern Stadien einer genauern Untersuchung unterzogen. Die Verbindung beider Individuen ist eine sehr verschiedenartige: sie kann eine „polare" sein, d. h. beide Individuen sind mit dem Vorderende verwachsen und befinden sich in symmetrischer oder asymmetrischer Lage zu einander. Es können hierbei einzelne Organe, wie etwa der Vorderdarm, beiden Individuen gemeinsam sein, oder aber alle Organsysteme sind getrennt, und den beiden Componenten der Doppelbildung ist nur eine ganz unbedeutende Partie des vordern Körpertheils gemeinsam.

Gewiss kann auch bei den sog. polaren Verwachsungen die Verbindung der beiden Individuen eine innigere und die beiden gemeinsame Körpermasse eine umfangreichere sein, aber in höherm Grade ist dies naturgemäss bei solchen Doppelbildungen der Fall, deren Componenten der Länge nach verwachsen erscheinen. Auch von derartigen Doppelbildungen konnte Vejdovský mehrere und zwar in verschiedenen Altersstadien beobachten; speciell handelte es sich um Verwachsungen mit der Bauchseite, von denen der ältere von Vejdovský beschriebene Embryo in so fern interessirt, als sich einige der hier von *Allolobophora terrestris* angegebenen Eigenthümlichkeiten dort wiederholen, obwohl die Art der Verbindung beider Individuen in beiden Fällen eine verschiedene ist.

Obgleich, nach der Gestaltung der vordern freien Enden zu urtheilen, die Verwachsung der beiden Individuen in dem von Vejdovský beobachteten Fall mit der Bauchfläche erfolgt, so sind doch die ihr angehörenden Organe vollständig ausgebildet, so dass eine Betrachtung dieser Körperpartien viel eher auf eine Vereinigung beider Componenten mit den Rückenseiten schliessen liesse. Die beiden Bauchganglienketten finden sich in ganz normaler Ausbildung vor, und ebenso werden sie in regelmässiger Weise von den Borstenreihen begleitet, nur liegt das Bauchmark jedes Individuums nicht der dorsalen Mittellinie gegenüber, sondern erscheint gegenüber seiner normalen Lage um 90° verschoben, so dass die beiden Bauchganglienketten an den Seiten des Doppelindividuums verlaufen. Ganz ähnliche Verhältnisse ergaben sich bei dem hier beschriebenen Embryo von *Allolobophora terrestris*, bei dem trotz der Verwachsung mit den Rückenflächen die Rückengefässe und Typhlosolen beider Individuen vorhanden, jedoch aus ihrer natürlichen Lage verdrängt waren (Taf. 14, Fig. 7—10).

Von Doppelbildungen, deren beide Componenten mit dem Rücken vereinigt waren, beobachtete Vejdovský einen Fall bei *All. terrestris*, und zwar waren die beiden Individuen nur mit den dorsalen Flächen des ersten Segments vereinigt, weshalb denn auch bei der Untersuchung sehr bald eine Trennung beider Embryonen eintrat und genaueres über die Art ihrer Verwachsung nicht festgestellt werden konnte. Bei *All. trapezoides* fand sich nur ein einziger Fall einer derartigen Verwachsung, und zwar betraf dieser ein noch recht junges Embryonalstadium. Weder dieses noch die mit der Bauchfläche vereinigten Embryonen sind besonders geeignet, Aufschluss über die Entstehungsweise derartiger Doppelbildungen zu geben. Die schon erwähnte Verschiebung jener Organe scheint Vejdovský für eine Verwachsung zweier gleichgestalteter und sich übereinstimmend entwickelnder Individuen zu sprechen und gegen eine Theilung auf späterm oder früherm Entwicklungsstadium, wie sie von Kleinenberg angenommen wurde. Auf Grund seiner Beobachtungen an sehr jungen Embryonalstadien tritt Vejdovský dafür ein, dass sich in den Fällen, in denen es zu einer vollständigen Doppelbildung kommt, eine Theilung des Eies in zwei Blastomeren stattfindet, von denen sich jede in ähnlicher Weise furcht wie sonst das ganze Ei; es erfolgt eine „Doppelfurchung" des Eies.

In der That erscheint die Annahme einer sehr früh eintretenden Sonderung des Keims in zwei Hälften als die naheliegendste Er-

klärung für die Entstehung derartiger Doppelbildungen. Beide Hälften machen eine selbständige Entwicklung durch, sind aber durch die enge Verbindung, in der sie sich befinden, beeinflusst, und einzelne Körperpartien erleiden in Folge derselben eine Verschiebung oder kommen überhaupt nicht zur Ausbildung. So können bei den mit den Rückenflächen vereinigten Embryonen die Rückengefässe nicht in ihrer natürlichen Stellung angelegt werden, sondern erscheinen nach den Seiten verschoben, ebenso wie die durch die Typhlosolis ausgezeichneten dorsalen Darmpartien. Die dorsale Rückenfläche dagegen fehlt bei einer so innigen Vereinigung, wie wir sie hier vor uns haben, vollständig, und der Darmcanal wird auf eine weite Erstreckung des Embryos ein für beide Individuen gemeinsamer (Taf. 14, Fig. 5—8), wenn er auch allerdings die doppelte Anlage noch erkennen lässt. Auch ausserdem treten Verbindungen zwischen den Organen beider Componenten der Doppelbildung ein, die nicht ohne Weiteres durch ihre Stellung zu einander bedingt sind, wie z. B. jene Verbindung der beiden Bauchganglienketten durch eine recht ansehnliche Schrägcommissur (Fig. 10—13 und Fig. A, S. 268).

Obwohl also eine getrennte Entwicklung beider Componenten der Doppelbildung stattfand, weisen diese doch gewisse Verbindungen und gemeinsame Partien auf, von denen ohne Kenntniss der ganzen Entwicklung nicht zu entscheiden ist, ob sie in Folge einer beiden Embryonen gemeinsamen Anlage entstanden oder secundär durch Verwachsung zweier, beiden Embryonen angehörigen Anlagen zu Stande kamen. Je nachdem diese gemeinsamen Partien ausgedehnter oder weniger umfangreich sind, besitzen die beiden Componenten der Doppelbildung geringere oder grössere Selbständigkeit, was jedenfalls auf die erst später oder schon früher eintretende Sonderung der betr. Anlagencomplexe für beide Individuen zurückzuführen ist.

Nach dem Verhalten des hier beschriebenen vollständig ausgebildeten Doppelembryos sowie der von Vejdovský untersuchten ältern Embryonen, welche auch an den Partien, wo man es nicht vermuthen sollte, die vollständig ausgebildeten Organsysteme aufweisen, (Rückengefässe und Typhlosolis bei Vereinigung mit der Rückenfläche), kann man das Verhalten jener Doppelbildung nicht für wahrscheinlich halten, welche wie die von Horst beschriebene *All. terrestris* an jedem der beiden freien Hinterenden nur zwei Borstenreihen aufweisen sollte. Es wäre dies ein Mangel, der sich

an den sonst ganz normal gebildeten Schwänzen nicht recht verstehen liesse und jedenfalls mit der gewöhnlichen Ausbildung derartiger Doppelbildungen nicht übereinstimmte. Vejdovský dachte dabei an eine „Theilung" der Segmente; es müsste also eine sehr späte Trennung der Anlagecomplexe stattgefunden haben, bei welcher jedoch die im übrigen normale Ausbildung beider Hinterenden nicht sehr wahrscheinlich wäre.

Vorläufig noch recht unsicher ist die Beantwortung der Frage nach den Ursachen der regenerativen Doppelbildungen, da man diese erst in ziemlich weit ausgebildetem Zustand als solche erkennt und frühere Stadien schon wegen ihres seltenen Auftretens bisher nicht verfolgt werden konnten. Nach den bei Regenerationsversuchen an Lumbriciden gemachten Erfahrungen ist es sehr wahrscheinlich, dass der Anstoss zu der Doppelbildung vom Centralnervensystem ausgeht.

Aus den von mir selbst sowie von Joest und Rabes im hiesigen Institut angestellten Beobachtungen ist eine derartige Einflussnahme des Nervensystems auf die Bildung der Regenerationsknospen mit ziemlicher Sicherheit zu entnehmen. Bei den von Joest ausgeführten und von Rabes fortgesetzten Transplantationsversuchen ergab sich, dass in solchen Fällen, in denen aus irgend welchen Gründen eine Vereinigung der Bauchmarkenden an den beiden mit einander verbundenen Wurmstücken nicht erfolgte, in Verbindung mit dem freien Bauchmarkende eine Regenerationsknospe auftrat, während bei Verschmelzung der Bauchmarkenden derartiges nicht beobachtet wurde. Die schon von Joest ausgesprochene und von Rabes auf Grund seiner eignen Erfahrungen bestätigte Vermuthung, dass das Nervensystem anregend auf die Einleitung der Regeneration wirke und als der wichtigste sie bestimmende Factor anzusehen sei, hat somit sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich.

In den hier beschriebenen Fällen, bei denen es sich um Abtragung von Körpertheilen in der ganzen Breite des Wurmes und um die Entfernung der gesammten vordern Partie des Bauchmarks handelt, muss irgend eine Anomalie des Vorderendes der Ganglienkette zu ihrer Gabelung Veranlassung gegeben haben. Entständen die beiden Vorderenden gleichzeitig, so läge die Vermuthung nahe, dass einfach die Art der Verletzung hierfür maassgebend gewesen sei und eine Spaltung des Bauchmarkvorderendes mit sich gebracht habe. Dieser folgend, wären die beiden Aeste ausgewachsen und hätten jeder für sich die Bildung einer Regenerationsknospe ver-

anlasst. Die oben beschriebene Dreifachbildung des Vorderendes (Taf. 13, Fig. 2) würde dieselbe Erklärung finden: es war bei diesem Stück in Folge der Verletzung und der ihr folgenden Regeneration des Bauchmarks eine weitere Sonderung eines sich fernerhin getrennt entwickelnden Complexes von Ganglienzellen eingetreten.

Dass in den hier beschriebenen Fällen die Bildung der Regenerationsknospen zu ziemlich verschiedener Zeit erfolgt und die eine der andern recht weit vorausgeht, dürfte dem gegebenen Erklärungsversuch keine besondern Schwierigkeiten bereiten, denn es kann trotzdem die Sonderung des betreffenden Gangliencomplexes schon früher geschehen sein, der dann erst später seine weitergehende Ausbildung erfuhr, oder es war selbst diese schon eingetreten, und die Entwicklung der Regenerationsknospe ging erst später vor sich, so dass äusserlich von den betreffenden Vorgängen zunächst nichts bemerkbar war.

Vergleicht man die Ursachen der embryonalen und regenerativen Doppelbildungen, soweit sie überhaupt der Beurtheilung zugänglich sind, so ergiebt sich nach unsern bisherigen Kenntnissen in so fern eine ziemlich weitgehende Differenz, als bei den embryonalen Doppelbildungen früher oder später, eventuell schon während der Furchung, eintretende Sonderungen der Anlagecomplexe die Entstehung dieser abweichend gestalteten Bildungen veranlassen, während man bei den regenerativen Doppelbildungen speciell ein Organsystem, nämlich das Nervensystem, für deren Zustandekommen verantwortlich machen möchte. In wie fern dabei noch andere Factoren, etwa gewisse Sonderungen, die in dem noch indifferenten Regenerationsgewebe auftreten, in Betracht kommen könnten, entzieht sich zur Zeit unserer Kenntniss. Für diese ist jetzt der Einfluss des Nervensystems auf die Bildung der Regenerationsknospen als das wahrscheinlichste anzunehmen, wie oben zu zeigen versucht wurde.

Weit schwieriger ist die Beantwortung der Frage nach dem Auftreten der Heteromorphosen am Vorderende. Welches ist die Ursache, dass hier anstatt Vorderenden vielmehr Hinterenden zur Ausbildung gelangen? Aus den Untersuchungen verschiedener Autoren, besonders denen von Hescheler und Morgan, ergab sich, dass bei den Lumbriciden die Fähigkeit, verloren gegangene Theile wieder zu ersetzen, am Vorderende relativ gering ist. Wenige abgetragene Segmente werden allerdings wieder gebildet, aber schon nach Verlust von 8 oder mehr Segmenten erlischt die Regenerationskraft fast vollständig. Zwar ist der Satz von dem am Vorderende fehlenden

Regenerationsvermögen in dem Umfang, wie er aufgestellt wurde, nicht ganz richtig, sondern es finden auch bei Verlust von mehr als 8 Segmenten Neubildungen des Vorderendes statt, aber zweifellos ist die Regenerationskraft eine weit geringere am Vorderende als am Hinterende. Wenigstens gilt dies für die Fähigkeit, die verloren gegangenen Theile in normaler Weise zu ersetzen. Anders steht es mit Theilen, die eigentlich nicht an die betreffende Stelle gehören. Wie aus den hier angeführten Fällen II, III u. IV (Taf. 13, Fig. 3 und 4, Fig. F S. 279) hervorgeht und wie schon früher von Morgan gezeigt wurde, können am Vorderende lange, an Segmentzahl die verloren gegangene Region weit übertreffende Regenerate gebildet werden, die jedoch in Wirklichkeit Hinterregenerate sind.

Die hier stattfindende Neubildung von Körpertheilen, die sehr ansehnlich sein kann (Fig. 3 u. 4), führt also nicht zu einem wirklichen Ersatz der verloren gegangenen Partien, sondern erschöpft sich in der Bildung von Regeneraten, die für das Thier unbrauchbar und werthlos sind.

Die Fähigkeit zur Neubildung von Körpertheilen ist offenbar bei den Lumbriciden eine sehr grosse; ich zeigte früher, wie an den Theilstücken Regenerate gebildet werden, die diesen an Umfang fast gleich kommen, ja sie vielleicht noch übertreffen. Von einer Nahrungsaufnahme kann dabei nicht die Rede sein, sondern der oft enorme Aufwand für die Neubildung dieser Körpertheile wird aus dem im Vergleich zu den Regeneraten relativ wenig umfangreichen Theilstück selbst entnommen. Die für die Neubildung nöthigen Stoffe können also in diesen Theilstücken von Lumbriciden offenbar leicht mobil gemacht werden; die Fähigkeit, Neubildungen entstehen zu lassen, ist vorhanden, wird der Anstoss dazu gegeben, so finden sie auch in den Regionen des Körpers statt, in welchen der Regeneration normaler Weise Schwierigkeiten gegenüber stehen, und es scheint, dass sie in solchen Fällen häufig nicht zu normalen Neubildungen, sondern eben zu Heteromorphosen führen.

Derartige abweichende Bildungen als Folge der Regeneration kennt man jetzt von einer ganzen Reihe von Thierformen [1]), und auch für Anneliden sind sie schon bekannt. Caullery u. Mesnil machten das Vorkommen einer solchen Heteromorphose für *Dodecaceria concharum* wahrscheinlich, indem bei einem Individuum dieser

1) Th. Morgan, Regeneration, p. 39 ff.

Art nach Verletzung ein mehr nach vorn gerichtetes Hinterende gebildet wurde. Morgan beschrieb, wie erwähnt, Heteromorphosen bei Lumbriciden, und A. F. Hazen zeigte, dass auch am Hinterende von Vorderstücken Heteromorphosen auftreten können, indem hier nicht ein Schwanz-, sondern ein Kopfstück neu gebildet wird. Auch Rabes scheint eine Heteromorphose bei *Allolobophora* beobachtet zu haben.

In unsern hier vorliegenden Fällen veranlasst nun der Anstoss zur Neubildung sogar eine doppelte Schwanzbildung am Vorderende, für welche, abgesehen von ihrem Charakter als Heteromorphose, dieselbe Erklärung wie für die regenerativen Doppelbildungen im Allgemeinen zu geben ist. Uebrigens ist hierbei auch das Vorkommen von wirklichen Kopfregeneraten als Doppelbildung am Vorderende nach Verlust einer grössern Anzahl von Segmenten hervorzuheben.

Zieht man die bisher bei den Anneliden aufgefundenen Doppelbildungen zum Vergleich heran, so finden sich manche Berührungspunkte, aber auch gewisse Verschiedenheiten. Zunächst fällt auf, dass fast nur Doppelbildungen des Hinterendes beschrieben wurden. Doppelbildungen des vordern Körpertheils scheinen in der freien Natur noch viel seltner aufzutreten als die des Hinterendes. Mir ist wie den andern Autoren nur der eine von Langerhans beschriebene Fall bekannt geworden; dieser betrifft eine *Typosyllis variegata*, die an dem vordersten der beiden Rumpfsegmente ein aus fünf und ein aus drei Segmenten bestehendes Vorderende trägt. Die beiden ziemlich normal ausgebildeten Köpfe sind offenbar nach Verlust des Vorderendes durch Regeneration entstanden, denn sie sind kleiner als normale Köpfe, und ihr Vorderdarm zeigt noch keine ganz normalen Verhältnisse.

Was sonst noch von Doppelbildungen des Vorderendes bekannt geworden ist, rührt direct von den durch verschiedene Forscher unternommenen Regenerationsversuchen her. Dies ist auch bezüglich der alten Angaben von Bonnet der Fall, der bei seinen, wahrscheinlich an *Lumbriculus* angestellten Versuchen ein Exemplar mit 2 Köpfen erhielt. Das Gleiche war bei einem von Joest mit *Allolobophora terrestris* vorgenommenen Versuch der Fall. An einem mittelgrossen, des Clitellums entbehrenden Wurm, dem 15 Segmente am

Vorderende entfernt wurden, traten mehr ventral gelegen zwei aus etwa 8 Segmenten bestehende Kopfregenerate auf, die einem ebenfalls regenerirten Basalstück von drei Segmenten aufsassen. Auf einige Einzelheiten dieser mit Mundöffnung, Gehirn, Bauchmark, Gefässen u. s. w. ausgestatteten Vorderregenerate musste im Zusammenhang mit den hier beschriebenen doppelten Kopfregeneraten bereits eingegangen werden (vgl. S. 271 und 283).

Neuerdings hat Morgan durch ähnliche, in verschiedener Weise modificirte Versuche ebenfalls Doppelbildungen am Vorderende von Lumbriciden (*All. foetida*) erzielt. Nach Abtragen von 5—6 vordern Segmenten und Entnahme von Theilen der Ventralseite, die das Bauchmark der betr. Stelle enthielten, kam es in einigen Fällen zur Bildung eines neuen sowie eines zweiten aus wenigen (meist 3—4) Segmenten bestehenden Kopfes, der entsprechend der angelegten Wunde nahe dem vordern Kopf gelegen war. Beide Neubildungen können mit Mund, Vorderdarm, Gehirn, Bauchmark u. s. w. versehen sein und die Verbindung mit den entsprechenden Organen des ganzen Wurms aufweisen. Wie dies bereits von Joest in sehr entschiedener Weise ausgesprochen und durch die Untersuchungen von Rabes bestätigt worden war, tritt auch Morgan auf Grund seiner neuen Versuche dafür ein, dass es das Nervensystem ist, welches die Anregungen zu den geschilderten Neubildungen am Vorderende giebt. Zu dem gleichen Ergebniss führten auch meine eignen Untersuchungen (vgl. S. 287).

Auffällig erscheint es, dass die von mir als Folge der Regeneration beobachteten Doppelbilduugen dem Vorderende angehören,[1]) während die sonst beschriebenen, im Freien aufgefundenen Doppelbildungen mit Ausnahme des einen Falles (*Typosyllis*) solche des

1) Bei den hier beschriebenen, als Heteromorphosen (Fig. 3 und 4, Taf. 13, Fig. F, S. 279) gekennzeichneten Stücken könnte vielleicht ein Zweifel darüber obwalten, ob die Doppelbildung thatsächlich dem Vorderende und nicht vielmehr dem Hinterende angehöre, so dass also das früher entstandene und weit stärkere Regenerat dem Vorderende ansässe und die beiden andern Regenerate sich als wirkliche Schwanzenden an der richtigen Stelle befänden. Zur etwaigen Entkräftung eines derartigen Einwurfs erwähne ich, dass ich mich durch die Untersuchung der lebenden Stücke wie der durch sie gelegten Schnitte von der Richtigkeit der ihnen hier gegebenen Orientirung überzeugte.

Schwanzendes sind. Sichere Schlüsse wird man aus den im Ganzen nur wenigen Fällen nicht ziehen können, und ich möchte eher annehmen, dass dabei der Zufall gewaltet hat, zumal Doppelbildungen des Schwanzendes als Folge der Regeneration bekannt sind, so die von Bülow bei *Lumbriculus* und Abel bei *Tubifex* beobachteten. Auch Zeppelin fasst die bei *Ctenodrilus monostylos* aufgefundenen Doppelbildungen des Hinterendes als durch Regeneration zu Stande gekommen auf, und es kann kaum einem Zweifel unterliegen, dass von den übrigen in der Literatur beschriebenen Doppelbildungen manche als Folgen von Verletzungen entstanden. Diesen Eindruck hat man z. B. durchaus bei den von Kirk[1]) untersuchten Lumbriciden, der aus einem kurzen, dicken Vorderende und zwei langen, dünnen und segmentreichen Hinterenden besteht.

Bei dem zuletzt erwähnten Wurm wurde offenbar der grösste Theil des Körpers durch einen quer verlaufenden Riss abgetrennt, und es kam zur Neubildung zweier ziemlich unvermittelt neben einander sitzender Hinterenden. Eine quere Durchtrennung des Körpers, die aber dem Hinterende mehr genähert ist, dürfte auch bei der von Robertson beschriebenen *All. terrestris* und der von Claparède aufgefundenen *Salmacina incrustans* die Ursache der Doppelbildung sein, obwohl bei der grossen Regelmässigkeit des gegabelten Schwanzendes im letztern Fall auch an eine embryonale Doppelbildung zu denken wäre.

Recht regelmässig erscheinen auch die von Andrews bei *Procaerca tardigrada* und von Cori bei *Lumbriculus variegatus* beschriebenen Doppelbildungen des Hinterendes und bis zu einem gewissen Grade auch bei den von Williamson und von Collin beschriebene doppelschwänzigen Regenwürmern, trotzdem dürfte zumal in den letztern Fällen eine Entstehung dieser Doppelbildungen in Verbindung mit Regeneration für die wahrscheinlichere gelten, welcher Meinung jedenfalls auch Collin Ausdruck gibt.

In solchen Fällen, wie in den von Bell, Marsh, Andrews, Morgan bei Lumbriciden, von Brunotte bei *Branchiomma*, von Andrews bei *Podarke obscura*, von Caullery u. Mesnil bei *Dodecaceria concharum* beschriebenen, in denen längere oder kürzere Hinterenden mehr seitlich neben einem meist stärkern Hinterende dem

1) Nach der von Collin copirten Abbildung zu urtheilen; die Originalabhandlung war mir leider nicht zugänglich.

Körper ansitzen, hat die Entstehung eines oder auch beider Hinterenden durch Regeneration noch grössere Wahrscheinlichkeit für sich oder ist, wie in den von Morgan (1897) auf experimentellem Wege hergestellten Fällen, direct bewiesen.

Für die Gestaltung dieser Doppelbildungen ist nicht nur die Lage der Verletzung am Körper (ob vorn oder hinten, seitlich oder ventral) von Bedeutung, sondern auch die Form der Wunde bezw. die Art und Weise, wie die durch sie getroffenen Organe verletzt wurden. Es können danach die neu gebildeten Theile in der Sagittalebene (über einander) oder auch in der Frontalebene (neben einander) liegen, zuweilen sind sie auch unregelmässig, in keiner der beiden Ebenen, nämlich schräg neben einander, gelagert. Im Allgemeinen überwiegt die Einstellung in die Frontalebene, und es ist anzunehmen, dass diese Orientirung, wenn sie nicht von Anfang an vorhanden war, allmählich hergestellt wird. Zuweilen allerdings ist die Gabelung des Körpers in der Sagittalebene eine bleibende, wie verschiedene der von Andrews bei *Podarke obscura* beschriebenen Doppelbildungen des Hinterendes zeigen und wie es auch bei der von Ritter aufgefundenen, mit einem freilich recht unvollständig ausgebildeten Auswuchs der Rückenseite versehenen Larve von *Polygordius* der Fall ist.

Von Interesse erscheint die Art der Verbindung der doppelt vorhandenen Theile mit dem übrigen Körper. Bei den von mir beobachteten Stücken war diese recht unregelmässig: an der Verbindungsstelle des Regenerats mit dem übrigen Körper schoben sich unregelmässig gestaltete und nicht vollständig ausgebildete Segmente ein (Taf. 13, Fig. 2—5 und Fig. E—G, S. 275 ff.). Es mag sein, dass diese Gebilde noch zu jung waren und dass sich eine grössere Regelmässigkeit an den Uebergangsstellen ergeben hätte, wenn diese Regenerate in der Lage gewesen wären, zu wachsen und sich weiter auszubilden. Bei einer Anzahl der bei verschiedenen Anneliden beschriebenen Doppelbildungen ist eine grosse Regelmässigkeit der Segmentirung an der Gabelungsstelle zu erkennen, indem beide Gabeläste einem einzigen Körpersegment ansitzen bezw. der eine von diesem Segment abzugehen scheint, welches dem andern Ast als Fortsetzung des vordern (Haupt-)Körpertheils angehört. Im letztern Fall verbreitert sich das Segment sehr stark nach der Seite, von welcher der Nebenast abgeht. Diese Art der Verbindung der doppelten Hinterenden mit dem Hauptkörper ergiebt sich aus den

Darstellungen von Andrews für *Allolobophora foetida* und *Podarke obscura*, Cori für *Lumbriculus*, von Robertson und Williamson für die von ihnen beschriebenen doppelschwänzigen Regenwürmer. Auch nach der von Caullery u. Mesnil für *Dodecaceria concharum* gegebenen Darstellung geht das vordere, nach vorn gerichtete Schwanzende in derselben Weise von nur einem Segment des Hauptkörpers aus, und ebenso sitzen die beiden Köpfe bei *Typosyllis variegata* einem Segment auf (Langerhans). Diese Verbindung der Gabeläste mit dem Hauptkörper entspricht derjenigen der Seitenzweige von *Syllis ramosa* mit dem Stamm des Körpers (Oka); auch sie gehen von einem Körpersegment aus. In andern Fällen erscheint die Segmentirung an der Basis der Gabeläste unregelmässig (Andrews, Morgan), in ähnlicher Weise, wie es bei den hier beschriebenen Doppelbildungen der Fall ist, oder aber das basale Segment ist in Folge geringer Breite der Körperringe als solches nur nicht ohne Weiteres zu erkennen, wie es sich bei dem von Collin untersuchten Lumbriciden zu verhalten scheint.

Dass ein einziges Metamer des Körpers zu einer Doppelbildung Veranlassung geben kann, wird man an und für sich für wahrscheinlich halten, wie es auch ausserdem aus den hier angezogenen Beispielen hervor geht. Für eine eigenartige Doppelbildung, die Prentiss vor Kurzem von *Nereis virens* beschrieb, wird dies ebenfalls besonders betont, obwohl man nach der Art dieser Doppelbildung eher auf eine weiter am Körper hinabreichende spaltartige Verletzung geschlossen haben würde. Ungefähr in der Mitte des Körpers war in der Erstreckung von 23 Segmenten eine theilweise Verdoppelung desselben eingetreten, die sich in einer solchen der Parapodien sowie der Bauchganglienkette und der sie umgebenden Organe zu erkennen gab. Eine Narbe, die vor dem ersten abweichend gestalteten Segment vorhanden war, bestimmt Prentiss zu der Auffassung, dass die Verletzung des einen Segments die Ursache für die Doppelbildung der folgenden, sich neu bildenden Segmente war.

Doppelbildungen bei Lumbriciden und andern Anneliden sind auch sonst noch beobachtet worden, so von Dugès, Grube, A. Fitch, Horst, Vejdovský, F. Schmidt, Bell, Broom, Child, Michel, Hescheler u. A.; es wurden hier nur diejenigen Fälle herangezogen, die in Beziehung zu den behandelten Fragen standen. Erwähnt sei zum Schluss noch, dass ganz neuerdings M. Abel kurz über Doppelbildungen des Hinterendes berichtet, die er bei seinen Regenerationsversuchen an *Tubifex rivulorum* beobachtete, und dass auch Haase

eine derartige von ihm nicht beschriebene Doppelbildung bei derselben Species auffand; sie bestand aus einer Gabelung des Hinterendes, und zwar setzten sich in den kurzen Seitenzweig Bauchmark, Rückengefäss und Darmcanal fort, welch letzterer am Ende des Gabelastes durch einen besondern After ausmündete.

Literaturverzeichniss.

Abel, M., Beiträge zur Kenntniss der Regenerationsvorgänge bei den limicolen Oligochaeten, in: Z. wiss. Zool., V. 73, 1902.

Andrews, E. A., Bifurcated Annelids, in: Amer. Naturalist, V. 26, 1892.

—, Some abnormal Annelids, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (2), V. 36, 1894.

Beddard, F. E., A monograph of the order of Oligochaeta, Oxford 1895.

Bell, F. J., Notice of two Lumbrici with bifid hinder ends, in: Ann. Mag. nat. Hist. (5), V. 16, 1885.

—, Note an a bifid Nereïs pelagica, in: Proc. zool. Soc. London, 1887.

Bonnet, C., Observations sur quelques espèces de vers d'eau douce etc. IIe partie. Oeuvres de C. Bonnet, V. 1, 1779.

Broom, R., Abnormal Earthworm, in: Trans. nat. Hist. Soc. Glasgow, 1889.

Brunotte, C., Recherches anatomiques sur une espèce du genre Branchiomma, in: Trav. Stat. zool. Cette, Nancy 1888.

Bülow, C., Ueber Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern, in: Arch. Naturg., Jg. 49, V. 1, 1882.

Caullery, M. et F. Mesnil, Sur un cas de ramification chez un Annélide (Dodecaceria concharum), in: Zool. Anz., V. 20, 1897.

Child, C. M., A specimen of Naïs with bifurcated Prostomium, in: Anat. Anz., V. 17, 1900.

Claparède, E., Les Annélides chétopodes du golfe de Naples, in: Mém. Soc. phys. Hist. nat. Genève, V. 19, 1868.

Collin, A., Ein seltener Fall von Doppelbildung beim Regenwurm, in: Naturw. Wochenschr., V. 6, 1891.

Cori, C. J., Ueber Anomalien der Segmentirung bei Anneliden und deren Bedeutung für die Theorie der Metamerie, in: Z. wiss. Zool., V. 54, 1892.

—, Ein Fall von partieller Doppelbildung bei Lumbricus variegatus und über die Knospungsweise bei Syllis ramosa, in: Lotos, V. 14, 1893.

Dugès, A., Recherches sur la circulation, la respiration et la reproduction des Annélides abranches, in: Ann. Sc. nat., V. 15, 1828.

Fitch, A., Eighth report on insects of state of New York. Appendix 1865.

Friend, H., „Hare-lip" in Earthworms, in: Nature, V. 47, 1892—93.

Grube, E., Ueber den Lumbricus variegatus und ihm verwandte Anneliden, in: Arch. Naturg., Jg. 10, 1844.

Haase, H., Ueber Regenerationsvorgänge bei Tubifex rivulorum etc., in: Z. wiss. Zool., V. 65, 1898.

Hazen, A. P., The regeneration of a head instead of a tail in an earthworm, in: Anat. Anz., V. 16, 1899.

Hescheler, K., Ueber Regenerationsvorgänge bei Lumbriciden, I. und II. Theil, in: Jena. Z. Naturw., V. 30 u. 31, 1896 u. 98.

Horst, R., Herstellingsvermogen van Lumbricus, in: Tijdschr. Nederl. dierk. Vereen. (2), V. 1, Afl. 1, p. XXXII. 1885—87.

—, On a specimen of Lumbricus terrestris with bifurcated tail, in: Notes Leyden Mus., V. 8, 1886.

Joest, E., Transplantationsversuche an Lumbriciden, in: Arch. Entw.-Mech., V. 5, 1897.

Kirk, J. W., Note on a curious double worm, in: Trans. New-Zealand Inst., V. 19, 1887.

Korschelt, E., Ueber das Regenerationsvermögen der Regenwürmer, in: SB. Ges. Beförd. ges. Naturw. Marburg, 1897.

—, Ueber Regenerations- und Transplantationsversuche an Lumbriciden, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., V. 8, 1898.

Langerhans, P., Ueber kanarische Anneliden, in: Nova Acta Acad. Leopold., V. 42, Halle 1881.

Marsh, C. D., A two-tailed Earthworm, in: Amer. Naturalist, V. 24, 1890.

Michaelsen, W., Terricolen (Nachtrag), in: Ergebn. Hamburg. Magelh. Sammelreise, Lief. 5, 1900.

Michel, A., Sur le bourgeon de régénération caudale chez les Annélides. in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 123, 1896.

—, Recherches sur la régénération chez les Annélides, in: Bull. sc. France Belg., V. 31, 1898 (p. 406: Literatur über Anomalien und Verdoppelung).

Morgan, Th., Spiral modification of metamerism, in: Journ. Morph., V. 7, 1892.

—, A study of metamerism, in: Quart. Journ. microsc. Sc., V. 37, 1895.

Morgan, Th., Regeneration in Allolobophora foetida, in: Arch. Entw.-Mech., V. 5, 1897.

—, A confirmation of Spallazani's discovery of an earthworm regenerating a tail in place of head, in: Anat. Anz., V. 15, 1899.

—, Regeneration, New York 1901.

—, Experimental studies of the internal factors of regeneration in the earthworm, in: Arch. Entw.-Mech., V. 14, 1902.

Nusbaum, J., Vergleichende Regenerationsstudien (Enchytraeiden), in: Poln. Arch. Biol. med. Wiss., V. 1, 1901.

Oka, A., Ueber die Knospungsweise der Syllis ramosa, in: Zool. Anz., V. 18, 1895.

Pearl, R., A variation in the genital organs of Lumbricus agricola, in: Anat. Anz., V. 18, 1900.

Prentiss, C. W., A case of incomplete duplication of parts and apparent regulatione in Nereïs virens, in: Amer. Naturalist, V. 35, 1901.

Rabes, O., Transplantationsversuche an Lumbriciden, in: Arch. Ent.-Mech., V. 13, 1902.

Ratzel, F. u. M. Warschawsky, Zur Entwicklungsgeschichte des Regenwurms, in: Z. wiss. Zool., V. 18, 1868.

Ritter, E., Note on an abnormal Polygordiuslarva, in: Amer. Naturalist, V. 26, 1892.

Robertson, Ch., Note on a double earthworm, Lumbricus terrestris, in: Quart. Journ. mirosc. Sc., V. 7, 1867.

Schmidt, F., Zwei Fälle von Missbildung bei Lumbriciden, in: SB. nat. Ges. Dorpat, V. 8, p. 146, 1886.

Vejdovský, F., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Prag 1888 bis 1892.

v. Wagner, F., Beiträge zur Kenntniss der Reparationsprocesse bei Lumbriculus variegatus I, in: Zool. Jahrb., V. 13, Anat., 1900.

Williamson, H. C., On a bifid earthworm (Lumbricus terrestris), in: Ann. Mag. nat. Hist. (6), V. 13, 1894.

Zeppelin, Graf M., Ueber den Bau und die Theilungsvorgänge des Ctenodrilus monostylos, in: Z. wiss. Zool., V. 39, 1883.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 13.

Fig. 1. Doppelembryo von *Allolobophora subrubicunda* Eisen. 20 : 1.

Fig. 2. *Allolobophora terrestris* Savigny mit dreifachem Vorder- und einfachem Hinterregenerat (s. Text S. 270). $6^1/_2$: 1.

Fig. 3. *All. terrestris* Sav. mit 2 Vorder- und 1 Hinterregenerat (s. Text S. 275). 6 : 1.

Fig. 4. *All. terrestris* Sav. mit langem Vorder- und Hinterregenerat, sowie mit einem vordern Nebenregenerat (Text S. 277). 7 : 1.

Fig. 5. *All. terrestris* Sav. mit doppeltem Vorder- und einfachem Hinterregenerat (Text S. 281). $5^1/_2$: 1.

Fig. 6. Querschnitt durch den Doppelembryo Fig. 1 in der Gegend der Seitenherzen, schematisch.

Der Schnitt soll die Verbindung zwischen Rückengefäss (*rg*) und Supraneuralgefäss erläutern; ventral vom Bauchmark (*bm*) das Infraneuralgefäss; der Darmcanal (*d*) ist schwarz gehalten.

a und *b* entsprechen den beiden Componenten des Doppelembryos.

Fig. 7 und 8. Querschnitte durch die vordere, doppelt regenerirte Partie von V (Fig. 5).

In Fig. 7 ist der Darmcanal (*d*) des einen sowie die Mundöffnungen (*oe*), der Vorderdarm (*vd*) und Darmcanal (*d*) des andern Vorderregenerats getroffen. Der Schnitt der Fig. 8 liegt weiter hinten und zeigt die Querschnitte durch den Darmcanal (*d*) beider Regenerate (vgl. Text S. 282).

bm Bauchmark, *osg* oberes Schlundganglion, *rg* Rückengefäss, *sng* Supraneuralgefäss.

Tafel 14.

a und b die beiden Individuen des Doppelembryos.

bm Bauchmark
bo die Borstenreihen
d Darmcanal
l die linken Borstenreihen
m Mundöffnung
osg oberes Schlundganglion
ph Pharynx
r die rechten Borstenreihen
rg Rückengefäss
rp Rückenporus
sk Schlundkopf
sng Supraneuralgefäss
usg unteres Schlundganglion.

Fig. 1. 29. Schnitt, durch die Mundöffnung des Individuums b und den Pharynx von a, dessen oberes und unteres Schlundganglion getroffen ist.

Fig. 2. 35. Schnitt, durch den Pharynx beider Individuen, das untere Schlundganglion von a und das Gehirn von b sind getroffen.

Fig. 3. 53. Schnitt, durch den Schlundkopf beider Individuen.

Fig. 4. 72. Schnitt, durch den Oesophagus, Vereinigung beider Schlundröhren.

Fig. 5. 76. Schnitt, ebenso.

Fig. 6. 83. Schnitt, die Schlundröhren sind vereinigt.

Fig. 7. 165. Schnitt, durch den Muskelmagen.

Fig. 8. 259. Schnitt. Mitteldarm mit Typhlosolen.

Fig. 9. 330. Schnitt, in der Nähe der Abzweigung des freien Hinterendes b, bezw. von dessen Bauchmark.

Fig. 10. 357. Schnitt, durch die Schrägcommissur beider Bauchganglienketten. Abzweigung des Rückengefässes von b.

Fig. 11. 369. Schnitt, durch die Schrägcommissur.

Fig. 12. 374. Schnitt, Annäherung der Schrägcommissur an das Bauchmark a.

Fig. 13. 377. Schnitt, Vereinigung der Schrägcommissur mit dem Bauchmark a; Rückenporus getroffen.

Fig. 14. 382. Schnitt, durch das freie Hinterende a mit anhängenden Partien des beiden Individuen gemeinsamen Körpertheils; das Bauchmark hat seine normale Beschaffenheit noch nicht völlig erreicht.

Fig. 15. 385. Schnitt, durch das freie Hinterende a, ebenfalls noch mit wenig umfangreichen Theilen des Hauptstücks (links).

Fig. 16. 394. Schnitt, durch das freie Hinterende a von wieder normaler Beschaffenheit, mit Rückenporus.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Anthraconema,

eine neue Gattung freilebender Nematoden.

Von

Otto L. Zur Strassen in Leipzig.

Hierzu Taf. 15—16 und 9 Abbildungen im Text.

I. Systematik.

Am Posillipo von Neapel, in dem feinen, mit allerhand organischem Detritus gemischten Sande, der an der Zoologischen Station als „Amphioxus- und Polygordiusmaterial" bekannt ist, leben zwei Arten einer merkwürdigen Nematodengattung, die, so gross und seltsam sie sind, bisher nirgends beschrieben wurden. Es erklärt sich dies aus mehreren Gründen, einmal durch ihre Seltenheit, sodann durch die ungewöhnliche Langsamkeit ihrer Bewegungen, vor Allem wohl dadurch, dass sie tief schwarz gefärbt sind und so bei dem gewöhnlichen Verfahren, den sie beherbergenden Sand auf schwarzem Untergrund zu durchsuchen, nur schwer gesehen werden.

Als ich die ersten dieser Würmer fand und gewahr wurde, dass ihre Anatomie in mehreren Punkten eigenthümlich, besonders aber ihr Nervensystem sammt den damit verbundenen Organen zum Studium geeignet waren wie bei keiner andern freilebenden Nematodenart, beschloss ich, die beiden verwandten Species zu beschreiben. Die Untersuchung ist in Neapel am lebenden Thiere so weit als möglich durchgeführt, in Leipzig mit Hülfe conservirten Materials vollendet worden.

Ich nenne die neue Gattung nach ihrer äusserlich am meisten hervortretenden Eigenschaft

Anthraconema. [1])

Ihre Merkmale sind folgende: An Stelle einer „Mundhöhle" findet sich eine lange, enge Röhre, die wie ein Stachel hinausgeschoben werden kann, wobei ihr vorderer Theil sich umstülpt. Der Oesophagus zeigt eine vordere und eine hintere Anschwellung. Die Zellen des Darmes sind so dicht von schwarzbraunen Körnchen erfüllt, dass der Wurm mit Ausnahme seines vordern und hintern Endes tief schwarz gefärbt erscheint (Taf. 15, Fig. 1). Die Haut ist sehr fein geringelt. Die Musculatur wird durch das Auftreten starker Submedianfelder in 8 Bänder getheilt (Taf. 16, Fig. 6—9). Eine „Subcuticula" fehlt. Ausschliesslich im Bereich der Längsfelder liegt unter der Haut eine dicht faserige, tiefer färbbare Schicht, die besonders im vordersten Theile des Kopfes mächtig wird. Zwischen den beiden Anschwellungen des Schlundes liegt der Nervenring, der oben und unten mit medianen Ganglien in Verbindung steht, rückwärts aber von jederseits drei knolligen, scharf begrenzten Zellenmassen begleitet ist. Die „Seitenorgane" sind gross, bei der einen Art geradezu riesig, und weit vom Vorderende abgerückt. Es ist eine Halsdrüse vorhanden, die in der Nähe des Nervenringes mündet; Schwanzdrüsen fehlen den erwachsenen Würmern. Der Hoden ist einfach schlauchförmig, die Spicula sind kurz, mit accessorischen Stücken verbunden (Taf. 15, Fig. 2 *Spc*), im Ganzen denen von *Thoracostoma* sehr ähnlich. Vom weiblichen Genitalapparat ist nur die kopfwärts gerichtete Hälfte entwickelt (Taf. 15, Fig. 1); er verläuft ohne Umbiegung und findet weit vorn als äusserst dünner Strang sein Ende. Die Eier sind gross und lang cylindrisch. Die Vulva liegt auf $^2/_3$ der Körperlänge. Rückwärts von der Vulva findet sich ein blind geschlossenes kurzes Rohr, das aber auch fehlen kann. — Anthraconemen sind grosse, schlanke Nematoden.

Bis jetzt sind 2 Arten der Gattung bekannt. Ich nenne die grössere und häufigere nach dem hochverehrten Manne, dem dieser Festband gewidmet ist, ***A. weismanni.*** Die andere Art soll aus bald zu erkennenden Gründen ***A. sagax*** [2]) heissen.

1) ἄνθραξ Kohle, νῆμα Faden.
2) sagax, mit scharfen Sinnen.

Folgendes sind die wesentlichen Merkmale der beiden scharf unterschiedenen Species:

Das grösste von mir aufgefundene Männchen von *A. weismanni* maass 17,8 mm, das grösste Weibchen 23,25; bei *A. sagax* betrugen die bezüglichen Maasse nur 8,25 und 9.5. Bei beiden Arten verhält sich die mittlere Körperbreite zur Länge durchschnittlich wie 1:110. Am Vorderende, von der Stelle des Nervenringes an, verjüngt sich die Breite; während aber bei *A. weismanni* (Taf. 15, Fig. 3) diese Verschmälerung continuirlich zunimmt und ohne Absatz in die Rundung der Kopfspitze übergeht, erweitert sich bei *sagax* (Taf. 15, Fig. 5) das letzte, halbkuglige Ende bis fast zur ursprünglichen Körperbreite. Bei den Männchen (Taf. 15, Fig. 2) und jungen Weibchen beider Arten ist das Schwanzende ziemlich kurz kegelförmig, die Spitze abgerundet und — ausser in früher Jugend — nicht durchbohrt. Alte Weibchen (Taf. 15, Fig. 1) besitzen zumeist ein halbkuglig abgerundetes Hinterende, dessen unregelmässig verdickte Cuticula sogleich den Eindruck erweckt, als wenn das anfänglich zugespitzte Leibesende durch Resorption zurückgebildet, gleichsam eingeschmolzen wäre. In der That findet ein solcher Vorgang — ob als normal histolytischer Process oder durch krankhafte Zerstörung wage ich nicht zu entscheiden — bei ältern Weibchen statt, und zwar in so ausgiebigem Maasse, dass unter Umständen mehr als ein Fünftel der ursprünglichen Gesammtlänge verloren geht.

In der Bildung des Darmcanals stimmen die beiden Arten ungefähr überein. Doch ist bei *A. weismanni* die hintere Schlunderweiterung ziemlich kurz eiförmig, bei *sagax* conisch und lang gestreckt, so dass die Länge des Oesophagus eine sogar absolut grössere wird als bei der andern Art. Bei beiden fügt sich an das hintere Ende des Schlundes, mit scharfer Grenze abgesetzt, noch eine dreieckige, vom Lumen durchbohrte Gruppe grosser, heller Zellen (Taf. 15, Fig. 3 und 5). Der Mundstachel von *sagax* ist im Verhältniss schlanker.

In geringem Abstande von der engen Mundöffnung beider Species findet sich ein Kranz von 6 Sinnesorganen (Taf. 15, Fig. 3, 4, 5): 2 lateralen (*SP*) und 4 submedian gestellten (*SmP*). Davon sind nur die seitlichen einfach; die submedianen sind doppelt: jedes von ihnen besteht aus einem längern und einem kürzern Organ, wobei immer das kürzere der Medianebene benachbart ist. Nun zeigt sich in der Länge dieser Gebilde zwischen den Arten ein scharfer Gegensatz. Bei *A. weismanni* sind die seitlichen und die kleinern Submedian-

organe ganz kurz, papillenförmig, und nur die 4 grössern Submedianorgane stellen Borsten von mässiger Länge dar. Dagegen sind bei *sagax* alle borstenförmig, und die grössern submedianen übertreffen an Länge den Radius des halbkugligen Vorderendes. — Auch sonst ist die Borstenbekleidung bei *sagax* stärker entwickelt als bei *weismanni*. Während *sagax* nahe hinter dem vordern Kranze einen zweiten trägt, aus 6 starken und langen Borsten gebildet (Taf. 15, Fig. 5), und auch im Uebrigen an Hals und Leib zerstreute zartere Härchen erkennen lässt, ist *A. weismanni* an diesen Theilen beinahe nackt. Dem entspricht ferner auch, dass beim *sagax*-Männchen der Schwanz und eine gute Strecke der Bauchseite vor dem After mit Haaren ausgestattet ist, an deren Stelle die andere Species (Taf. 15, Fig. 2) winzige, kuppelförmige Papillen trägt.

Ganz merkwürdig ist der Unterschied der beiden Species hinsichtlich ihrer Seitenorgane. Diese stellen bei *A. weismanni* kreisrunde helle Näpfchen mit etwas überstehendem Rande dar (Taf. 15, Fig. 3 und 4 *SO*) und haben die nicht besonders auffallende Breite von 13—15 μ. *A. sagax* aber trägt an seinen Kopfseiten riesige, oft 38 μ breite und 45 μ lange, stark lichtbrechende Gebilde, wie sie nicht annähernd in solcher Ausbildung bei irgend einem Nematoden je gefunden worden sind. Bei frontaler Lage des Wurmes (Fig. A) erscheinen sie als flache Gruben mit fein quer gestreiftem und so dickem Boden, dass derselbe gelblich glänzt. Von der Seite betrachtet (Taf. 15, Fig. 5 *SO*) sind sie oblong, etwa wie eine Schüssel gestaltet, deren Aussenrand mit winzig kleinen, eng gedrängten, aber in Breite und Tiefe unregelmässigen Einkerbungen versehen ist, während die Fläche des Randes und besonders des Bodens eine Menge zerstreuter, glänzender Tuberkelchen trägt. Etwa vom Centrum der Schüssel aus zieht sich schräg nach hinten und oben ein starker, rauh gezackter Contur, scheinbar ein Riss, in Wirklichkeit aber eine vorspringende Kante. Diese erreicht in der Regel den gekerbten Aussenrand; immer aber steht sie mit einer schwächern, nahe dem Schüsselrande nach vorn verstreichenden Linie in Zusammenhang.

Fig. A.
Seitenorgan von *A. sagax* im optischen Längsschnitt.

Die Halsdrüse beider Arten (Taf. 15, Fig. 3 und 5 *H*) liegt dicht neben dem Anfang des Darms, bald links, bald rechts. Ihr

kolbenförmiger, spitz in die Mündung übergehender Endtheil befindet sich bei *A. weismanni* unmittelbar vor dem Nervenring, bei *sagax* erheblich hinter ihm.

Bezüglich der Genitalorgane sei erwähnt, dass der Spicularapparat bei *weismanni* etwas zarter ist als bei *sagax*. Sodann scheint im Ovarium von *sagax* eine gruppenweise Verschmelzung von Keimzellen einzutreten, die bei der andern Species fehlt.

Ich wende mich nun zu einer genauern Darstellung derjenigen Organsysteme von *Anthraconema*, die durch ihre abweichende Bildung besonderes Interesse beanspruchen dürfen, des Darmcanals und des Nervensystems.

II. Darmcanal.

Beim ersten Blick auf den Vorderleib eines *Anthraconema* erstaunt man darüber, dass der Oesophagus, der scharf begrenzt und wie immer an seinem querfasrigen Gewebe leicht erkennbar ist, so ungewöhnlich weitab vom Vorderende beginnt. Zwischen ihm und der Mundöffnung schaltet sich das Gebilde ein, das wir als Mundstachel bezeichnen wollen (Fig. 3 und 5 *St*). Es ist ein schlankes, nicht besonders dickwandiges, aber doch steifes Röhrchen, das sich am vordern Ende stark verjüngt, an seiner Basis aber kelchartig erweitert und mit 3 breiten, zungenförmigen Fortsätzen, von denen der grösste genau ventral gelegen ist, den Anfangstheil des Schlundes von aussen umgreift. Das Lumen des Röhrchens communicirt unter solchen Umständen mit dem des Oesophagus. Nun kommt jedoch dem „Stachel" keine eigentliche Spitze zu, denn sein Vorderende ist durchbohrt; aber auch im Umkreis dieser seiner terminalen Oeffnung besitzt er nicht etwa einen eignen freien Rand, sondern man sieht bei der gewöhnlichen Lage des Gebildes (Taf. 15, Fig. 4), dass seine feste Wandung an ihrer vordern Grenze sich kragenförmig umlegt, ein Streckchen nach rückwärts zieht und dann nach abermaligem Umschlag in eine häutige Röhre übergeht, die vorn an der engen Mundöffnung mit der Aussenhaut des Kopfes verbunden ist. Die „Spitze" des Stachels bildet also eine ringförmige Duplicatur innerhalb jener losern und minder lichtbrechenden Röhre, und man vermuthet sogleich, dass durch Verschiebung der proximalen Umschlagstelle eine Vor- und Rückwärtsbewegung des Gebildes ermöglicht werde. In der That sieht man zuweilen das vorderste Ende des Röhrchens hervorgestreckt: dann läuft die umhüllende Scheide von der Stachelspitze ab glatt zurück,

ist also in toto mit hinausgestülpt; ihr proximaler Umschlag ist ausgeglichen worden. Andrerseits kann man den Stachel so weit ins Innere zurückgezogen finden, dass auch der Umschlag an der Spitze, d. h. nunmehr die ganze Duplicatur, verschwindet (Taf. 15, Fig. 3). Dann bildet die Scheide einfach die gerade vordere Verlängerung der Stachelröhre, und man erkennt, dass beide überhaupt ohne wahrnehmbare Grenze in einander übergehen. Die „Spitze" des Stachels wird eben nur dadurch bedingt, dass das lange, einheitliche Rohr bis zu einer bestimmten Höhe rigide, darüber hinaus aber biegsam ist; in Folge dessen bei Vorwärtsbewegung des Stachels immer gerade an dieser Stelle die Bildung des ersten Umschlages erfolgen muss. — Morphologisch bedeutet unter solchen Umständen der ganze Stachelapparat offenbar nichts Anderes als eine „Mundhöhle", wie sie bei vielen Nematoden sich findet, eine Einstülpung der äussern Haut, die an ihrem Grunde mit dem Oesophagus in fester Verbindung steht und deren Hohlraum mit dem Schlundlumen communicirt.

Auf Querschnitten erkennt man übrigens, dass der Stachel der Anthraconemen nur in seinem distalen Theile wirklich hohl ist. Bis über seine Mitte hinaus verlaufen darin zwei Stränge einer fein punktirten Substanz (Fig. B), getrennt durch eine feste, stark färbbare Scheidewand. Diese besitzt ventral und besonders dorsal nach Art einer Eisenbahnschiene quere Verbreiterungen, die nach aussen in eine kaum nachweisbar dünne, scheidenartige Umhüllung der Stränge übergehen. Verfolgt man nun dieses innere Gebilde gegen den Schlund hin, so findet man, dass die beiden Stränge nichts anderes sind als Fortsetzungen zweier Drüsengänge, die Anfangs links und rechts in der ventralen Partie des Oesophagus verlaufen (Taf. 16, Fig. 7, 8, 9), dann aber mit einem verzweigten Astwerke von unklar begrenzten Drüsenschläuchen verbunden sind. Mit einem Wort: sie stellen die Endausläufer zweier ventralen Oesophagealdrüsen dar. Solche sind von freilebenden und parasitischen Nematoden oft beschrieben worden (De Man 1886 p. 3, Looss 1896 p. 10, Jägerskiöld 1901 p. 15). Es ist wohl zu vermuthen, dass das Product dieser Drüsen, die man

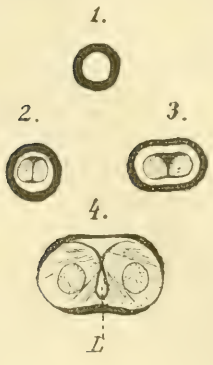


Fig. B.

1 bis 4 auf einander folgende Querschnitte durch den Stachel von *A. weismanni*. *L* Beginn d. Schlundlumens.

übrigens auch im Leben an der feinkörnigen Beschaffenheit ihrer Inhaltsmasse leicht erkennt (Taf. 15, Fig. 3, 4, 5), in den Hohlraum des Stachels übertritt, so wie auch bei andern Nematoden die Schlunddrüsengänge in die Mundhöhle führen. Gesehen habe ich jedoch weder die Mündungen selbst noch den Austritt der körnigen Inhaltsmasse.

Ausser den beiden ventralen Drüsen enthält der Schlund von *Anthraconema* im Einklang mit dem gewöhnlichen Verhalten noch eine dritte, dorsale. Ja diese dorsale Drüse ist sogar stärker als die andern entwickelt, denn ihre Begrenzungen sind deutlicher, ihre Körnchen grösser und dunkler (Fig. C, S. 310), und den von ihr ausgehenden Canal kann man auf Schnitten mit Leichtigkeit durch den ganzen vordern Bulbus verfolgen. Seltsamer Weise aber tritt dieser starke Gang nicht, wie die beiden ventralen, in das enge Lumen des Stachels ein, sondern endet blind im Bereich seiner kelchförmigen Basis. Ob die dorsale Drüse sonst irgendwo mit andern Räumen in offener Verbindung steht, habe ich nicht ermitteln können. Uebrigens beschreibt auch Türk (1903, p. 310) nur für die beiden ventralen Drüsen eine Ausmündung in die Mundhöhle.

Reichlicher, als sonst von freilebenden Nematoden beschrieben wurde (De Man 1886 p. 5, Türk 1903 p. 300), ist der Schlund der Anthraconemen mit besondern Muskeln ausgestattet. Sie zerfallen in 3 Gruppen.

Etwa in der Höhe des Nervenringes erheben sich von der Körperwand 4 starke, gerade Muskeln, je 2 aus den subdorsalen und 2 aus den subventralen Muskelfeldern (Taf. 15, Fig. 3, Taf. 16, Fig. 8, 9 *dOM II* und *vOM II*), und ziehen in schräger Richtung nach hinten zum Anfange des hintern Bulbus hin, an dessen Oberfläche sie durch mediane und seitliche Anastomosen mit einander verbunden sind. Aus diesen breiten Brücken entspringen nach rückwärts neue, spangenartig den Bulbus umgreifende Muskelbänder, schliesslich ein förmliches Reifensystem, dessen zuckende Contractionen man im Leben öfters beobachten kann.

Eine zweite, kürzere Gruppe von Oesophagealmuskeln (Taf. 15, Fig. 3 *dOM I* und *vOM I*) befindet sich unmittelbar vor dem Nervenringe. Hier treten aber die 4 Stränge aus den das Seitenfeld

begleitenden obern und untern „Seitenmuskelfeldern" hervor, ziehen in steiler Richtung kopfwärts und fixiren sich, den Ecken eines Quadrats entsprechend, am Ende der vordern Schlunderweiterung.

Die interessanteste von den 3 Gruppen aber ist die vorderste. Vom Rande der Mundöffnung bis zu dem kelchförmigen Basaltheile des Stachels spannen sich 6 schmale, bandförmige Muskelchen aus, 2 laterale und 4 submediane, die zusammen eine helle, fein längsgestreifte Scheide um den Stachel bilden (Taf. 15, Fig. 4 *StM*). Auf Querschnitten stellen sie eine zierliche Rosette dar (Taf. 16, Fig. 6 *StM*), und man erkennt, dass ihre contractile, stark färbbare Substanz röhrenförmig den hellern, punktirten Inhalt umschliesst. Zwischen den Muskelchen findet sich eine faserige, die Scheidenbildung vervollständigende Grundsubstanz.

Versuchen wir jetzt, uns eine Vorstellung von der Function aller dieser Muskeln zu bilden, so ist ziemlich klar, dass diejenigen der hintersten Gruppe, die den zweiten Schlundbulbus mit ihren Verzweigungen umspannt, bei den Schlingbewegungen eine constrictorische Rolle spielen werden. Die mittlere, am vordern Bulbus steil inserirende Muskelgruppe bewirkt vermuthlich, oder befördert wenigstens, dessen Erweiterung. Und endlich liegt ja auf der Hand, dass die 6 vom Mundrand zur Stachelbasis ziehenden Muskelchen geeignet sind, durch ihre Contraction den rigiden Stachel über die Mundöffnung hinaus zu schieben.

Wodurch aber wird der vorgeschobene Stachel in seine Ruhelage zurückgebracht? Seltsamer Weise dient hierzu der ganze vordere Bulbus des Oesophagus, denn dieser Schlundtheil ist — was bei einem Nematoden überraschen muss — in seiner Längsrichtung contractil. Während nämlich bei der gewöhnlichen Lage des Stachels der vordere Bulbus cylindrisch ist und ziemlich weit nach vorn reicht, findet man ihn bei vollkommener Retraction des Stachels zu einem breiten, kurz birnförmigen Gebilde zusammengezogen (Taf. 15, Fig. 3). Und dieser Zustand behauptet sich, wenn einmal eingetreten, mit so viel Energie, dass dann auch die Stachelmuskelchen nicht im Stande sind, den verkürzten Bulbus wieder lang zu ziehen: führen sie jetzt ihre zuckenden Contractionen aus, so sieht man, dass zwar die Lage des Stachels durchaus nicht verändert, dafür aber der sonst starre Mundrand erheblich nach innen hereingezogen wird.

Nach alle dem vollzieht sich die Thätigkeit des Stachelapparats vielleicht wie folgt. Soll der Stachel in irgend einen Gegenstand hineingeschoben werden, so contrahiren sich seine 6 Muskelchen,

während zugleich der vordere Bulbus sich schlaff und dehnbar verhält. Unter solchen Umständen genügt die stark verdickte Haut der Kopfwölbung als Widerlager; die Stachelbasis wird nach vorn gezogen, der Umschlag bildet sich an der präformirten Stelle, wird grösser, und endlich tritt das schlanke rigide Stachelende wie eine feine Pipettenspitze aus der Mundöffnung hervor. Umgekehrt kann durch maximale Contraction des vordern Bulbus — vielleicht unter Mithilfe der an ihm befestigten Oesophagealmuskeln — und gleichzeitige Erschlaffung der musculösen Stachelscheide ein inneres Saugrohr mit glatten Wänden gebildet werden. Beides sind unter entsprechenden Bedingungen zweckmässige Einrichtungen zur Aufnahme von Flüssigkeit; aber auch nur von solcher.

Lässt schon der eigenthümliche und von allem Bekannten abweichende Bau des Vorderdarmes auf eine besondere Lebensweise der Anthraconemen schliessen, so gilt dies in fast noch höherm Maasse von dem eigentlichen Darme selbst.

Der entodermale Darm ist dem Hinterende des zweiten Bulbus in solcher Weise angefügt, dass jene Gruppe heller Zellen, von denen die rückwärtige Oeffnung des Schlundlumens lippenartig umstellt wird, ins Innere des Darmes zu liegen kommt wie ein Ventil.

Allein an dieser seiner Ursprungsstelle zeigt der Darm bereits eine auffallende Besonderheit. Statt einfach mit conischer Verengung an den Schlund heran zu treten, wie es sonst geschieht, bilden die Darmwände dorsal und ventral taschenartig nach vorn gerichtete, den Bulbus umfassende Verlängerungen. Diese reichen bei *A. sagax* nicht weit. Bei *A. weismanni* aber (Taf. 15, Fig. 3, 4 *D*), wo sie so dünnwandig sind, dass sie factisch nur noch aus structurloser Haut zu bestehen scheinen, dringen die Säcke, besonders am Rücken, zwischen Schlund und Leibeswand bis fast an das vordere Bulbusende. Da sie ausserdem nach vorn zu gegabelt sind, so findet man auf Querschnitten den Schlund oben und unten von je einem symmetrischen Paare leerer Räume begrenzt (Fig. C, S. 310), die mit ihren dünnen medianen Scheidewänden sich ausnehmen wie ein typisches Cölom.

Der Afterdarm bietet, wo er vorhanden ist, nichts Besonderes. Aber das Seltsame ist eben, dass er auch fehlen kann. Jene früher beschriebene Reduction des hintern Leibesabschnittes, die bei

ältern Weibchen einzutreten pflegt, ergreift natürlich, wie Haut und Leibeswand, so auch den Darm, und man findet an Individuen, deren stumpf abgerundetes hinteres Körperende mehr oder minder nahe der Vulva gelegen ist, den Darm an dieser Stelle zwar anscheinend normal geformt, aber ohne Afteröffnung.

Die Zellen der Darmwand sind nirgends besonders hoch, farblos und enthalten in wechselnder, vom Alter und wohl auch bestimmten Verdauungszuständen abhängiger Menge jene dunkelbraunen rundlichen Körner, die den Würmern zumeist ein so tief schwarzes Aussehen verleihen, dass man auf den ersten Blick

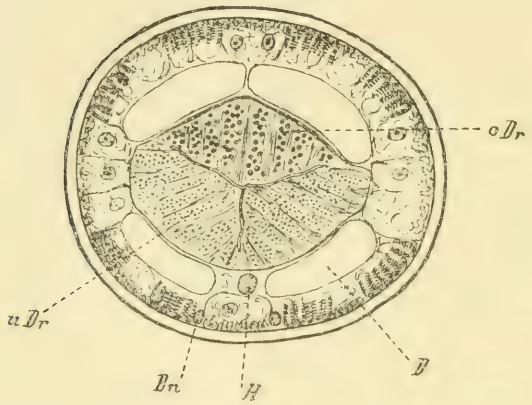


Fig. C.

Querschnitt durch den hintern Bulbus von *A. weismanni*. Nach Heidenhain-Färbung. *D* einer der 4 Darmfortsätze. *oDr* obere, *uDr* untere Oesophagealdrüse. *H* Halsdrüse. *Bn* Bauchnerv.

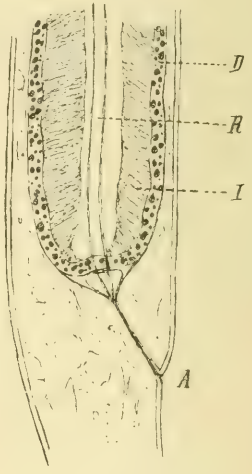


Fig. D.

Aftergegend eines jungen *A. sagax* im optischen Längsschnitt. *D* Darmepithel. *I* Inhaltsmasse. *R* axiales Röhrchen. *A* After.

viel eher eine winzige Nemertinenspecies als einen Spulwurm zu sehen glaubt. In der Grösse zeigen die Körner alle Grade von ca. 3 μ bis zu verschwindend kleinen, wonach sich annehmen lässt, dass sie in den Darmzellen entweder gebildet oder vernichtet werden. Doch trifft man die gleichen Körner nicht selten flottirend im Lumen des Darmes an. — In mehreren Fällen fand ich alle Körner eines Wurmes eingeschlossen in einen hellen Hof, eine Art Vacuole.

Die dunkle Farbe der Anthraconemen wird übrigens in der Regel durch eine zweite Ursache mitbedingt: durch die Gegenwart

einer bräunlichen oder rothen, zuweilen leuchtend karminrothen Inhaltsmasse, die das weite Lumen des Darmes in wechselndem Grade, oft bis auf einen engen Canal, erfüllt. Wenn die Zahl der Darmkörnchen eine ungewöhnlich geringe ist, so kann der Wurm dem blossen Auge blutroth statt schwarz erscheinen. Und zuweilen entsteht bei schwacher Vergrösserung das allerliebste Bild eines Pantherfelles dadurch, dass die in mässiger Menge vorhandenen schwarzen Körner auf rothem Grunde sich gruppenweis — den Darmzellen entsprechend — vertheilen oder wohl gar um ihre Kerne herum fleckige Ringe bilden. Ueber die Bedeutung und Herkunft dieser Inhaltsmasse bin ich leider zu keinem abschliessenden Urtheil gelangt. Im Leben erscheint sie körnig und schräg zur Darmwand fein gestreift (Fig. D), ganz im Vordertheil des Darms aber homogen und heller. Einmal sah ich die rothe Masse aus einer Bruchstelle der Leibeswand hervorquellen: da bestand sie aus lauter winzigen, runden Schollen, von denen jede für sich gelblich erschien. Unter der Einwirkung verschiedener Conservirungsmittel nimmt die Substanz eine dichte, homogene, stark lichtbrechende Beschaffenheit an und zerklüftet sich durch tiefe radiäre Risse in Zacken und Spitzen, deren Breite öfters eine Beziehung zu den Zellgrenzen erkennen lässt (Fig. H, S. 326). In einem Falle aber war die ganze, mit Eisenhämatoxylin tief schwarz gefärbte Masse wiederum aus runden Plättchen von ca. 3 μ Durchmesser zusammengesetzt, die an manchen Stellen unordentlich durch einander lagen, zumeist aber ihre schmale Kante gegen die Darmwand gerichtet hatten.

Wenn es gestattet ist, auf Grund dieser knappen Unterlage schon eine Meinung zu äussern, so denke ich, dass über die Bedeutung der Inhaltsmasse als einer in flüssigem Zustand aufgenommenen, später gerinnenden Nahrung wohl kaum ein Zweifel bestehen kann. Wo aber stammt sie her? Vor der Hand spricht vielleicht am meisten dafür, dass es Blutflüssigkeit irgend einer der zahlreichen grössern Thierformen ist, die den Aufenthaltsort des *Anthraconema* im Sande theilen. Mit einem sehr geeigneten Instrument, fremde Geschöpfe anzuzapfen, sind unsere Würmer, wie wir wissen, ja ausgerüstet.

Folgende Thatsache scheint übrigens darauf hinzuweisen, dass die Ernährung der Anthraconemen mit der fragwürdigen Substanz erst auf einer etwas spätern Stufe ihres individuellen Lebens beginnt. Bei manchen und vorwiegend jüngern Exemplaren fand ich im Darmlumen ein schmales, aus einer struc-

turlosen Membran gebildetes Rohr (Fig. D, S. 310), das vom Ende des Darmes aus weit nach vorn zog, allmählich enger und dünner wurde und zuletzt verschwand. Mit der Darmwand selbst stand es — ausser ganz hinten, wo es mit dem Proctodäum verlöthet war, in keiner Verbindung, sondern bewegte sich lose im Lumen und bildete darin sogar gelegentlich eine Schleife. Nach allen diesen Eigenschaften, besonders auch der Inconstanz ihres Vorkommens, kann die enge Röhre nichts anderes sein als der Rest einer ursprünglichen Darmintima, die sich zu einer gewissen Zeit von der Epithelwand ablöst und allmählich resorbirt wird. Und da die blutähnliche Nahrungsmasse sich niemals innerhalb jenes Röhrchens, sondern stets zwischen ihm und der Darmwand befindet, so vermuthe ich, dass die histologische Veränderung der innern Darmauskleidung mit dem Beginn der neuen, vielleicht halbparasitischen Ernährungsart zusammenfällt. Durch die Qualität der Nahrung könnte von diesem Zeitpunkte an der After functionslos und entbehrlich werden, wonach die Thatsache, dass bei manchen erwachsenen Würmern eine Afteröffnung wirklich fehlt, minder seltsam erscheinen dürfte.

III. Nervensystem und Sinnesorgane.

Wir unterscheiden und betrachten der Reihe nach: die das centrale System darstellenden Ganglien; die Verbindungsbahnen zwischen den Ganglien, oder Commissuren; sodann periphere Nerven, die theils an Muskeln, theils an Sinnesorgane herantreten, jedoch mit Ausschluss derjenigen des Hinterleibes; endlich gewisse im Rumpf gelegene Sinnesorgane.

Ganglien.

Im Bereich der Oesophagusmitte finden sich 8 grosse, scharf begrenzte und gesonderte Ganglien, 2 unpaare, über und unter dem Schlund in der Medianebene gelegene, und 6 paarig-symmetrische.

Das unpaare Dorsalganglion (Taf. 15, Fig. 3, 5 *DG*) sitzt wie ein Sattel quer über der verengten Stelle des Oesophagus (Taf. 16, Fig. 8 *DG*) und wird aus Zellen von zweierlei Grösse gebildet, die links und rechts genau symmetrisch geform und gelagert sind.

Das Ventralganglion (Taf. 15, Fig. 3, 4, 5 *VG*) liegt etwas weiter caudalwärts als das obere und ist viel umfangreicher. Es hat ungefähr die Form einer Kaffeebohne, deren flache Seite gegen den Schlund gewendet ist, die Wölbung nach abwärts. Wie man

auf Querschnitten erkennt (Taf. 16, Fig. 9 *VG*), enthält das Ganglion Zellen von dreierlei verschiedener Beschaffenheit: eine unpaare, dicht unter dem Schlund gelegene Zelle mit auffallend grossem Kern, darunter in symmetrischer Gruppirung kleinere; an der Peripherie aber liegen Zellen, die mit Eisenhämatoxylin wesentlich dunkler färbbar sind als die central gelegenen und ausserdem deutliche, zipfelartige Verlängerungen nach abwärts erkennen lassen. Es ist wohl zweifellos, dass diese dunklen, verlängerten Zellen die eigentlichen Ganglienzellen sind, die andern eine Art von Stütz- oder Füllgewebe.

Weitaus am umfangreichsten von allen Theilen des Centralsystems sind die beiden Lateralganglien (Taf. 15, Fig. 3, 4, 5; Taf. 16, Fig. 9 *LG*), massive, rundliche Knollen, von mehr als 20 grossen Zellen zusammengesetzt, die beiderseits den Raum zwischen den Seitenfeldern und dem verengten Schlunde völlig ausfüllen und derartig gelagert sind, dass ungefähr ihre Mitte mit dem Hinterrande des Ventralganglions auf einen Querschnitt fällt. Vom dorsalen Ganglion verdecken sie, seitlich gesehen, höchstens das letzte Ende. Im Leben sind sie farblos und durchsichtig, jedoch mit Ausnahme einer beschränkten Region oberhalb der Mittellinie, wo eine Wolke gelblicher Körnchen zu liegen scheint. Wie man an Schnitten erkennt, ist dies die Stelle einer sehr grossen, schwach färbbaren Zelle, die sich wie ein Keil von aussen und hinten tief in die Masse des Ganglions drängt (Taf. 16, Fig. 9 *MZ*). Fast alle andern Zellen sind von dichterer Substanz und mit Eisenhämatoxylin viel dunkler gefärbt, jedoch in mehreren Schattirungen. Von allen oder den meisten gehen nach je 2 Richtungen, nämlich senkrecht nach abwärts (Fig. 9 *b*) und schräg nach aussen (Fig. 9 *a*), breite, fasrige Verlängerungen aus, wobei wiederum links und rechts eine vollkommene Symmetrie der Gebilde nach Form, Lage und Färbbarkeit zu erkennen ist.

Während im Bau der bisher betrachteten Ganglien zwischen den beiden *Anthraconema*-Arten eine weitgehende Uebereinstimmung herrscht, sind die nun folgenden eigenthümlichen Gebilde je nach der Species verschieden.

Ziemlich nahe hinter dem Ventralganglion und etwa in gleicher Höhe mit ihm liegen links und rechts Zellengruppen, die ich als Postventrale Ganglien bezeichnen will. Dieselben haben bei *A. weismanni* (Taf. 15, Fig. 3, 4 *PVG*) ziemlich genau die Form eines in dorsoventraler Richtung aufrecht stehenden Eies, sind im Leben entweder glasartig hell oder enthalten in ihrer untern Hälfte

zerstreute lichtbrechende Körnchen in nicht allzu grosser Zahl. Nach Eisenhämatoxylinfärbung erkennt man auf Schnitten Folgendes: einer grossen, schwach färbbaren Zelle sind oberhalb und seitlich 4 kleinere, dunkle, in Zipfel ausgezogene Ganglienzellen angeschmiegt. Die helle, untere Zelle umschliesst ausser zerstreuten tief schwarz gefärbten Brocken ein ovales, gleichfalls schwarz gefärbtes Gebilde, von welchem radiäre Strahlen eine Strecke weit in das umgebende Plasma zu verfolgen sind (Fig. E). Von dieser Gegend aus zieht ein feiner, stark färbbarer Faden nach vorn. Derselbe wendet sich alsbald in Bogen nach unten und medianwärts und scheint — doch bin ich darüber nicht sicher — an die Halsdrüse heranzutreten (Fig. E *F*). Ob in diesem Faden ein Nerv zu erblicken sei, bleibe vorläufig dahingestellt.

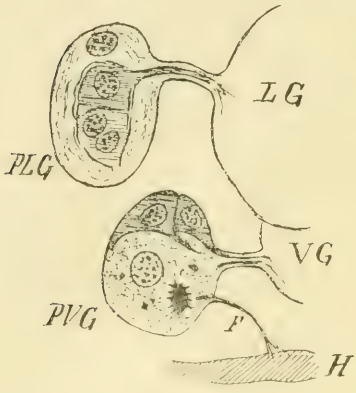


Fig. E.

Postlateralganglion (*PLG*) und Postventralganglion (*PVG*) der rechten Seite. *A. weismanni*. Aus mehreren Sagittalschnitten combinirt. Heidenhain-Färbung. *F* Fädchen, das anscheinend an die Halsdrüse (*H*) herantritt. *LG* Lateralganglion. *VG* Ventralganglion.

Ganz anders sieht das Gebilde bei *A. sagax* aus (Taf. 15, Fig. 5 *PVG*). Hier ist das Ganglion kleiner, zwar gleichfalls ungefähr eiförmig, aber mit seiner Längsaxe der des Wurms parallel, und wird durch eine quere, meist bogig geschweifte Grenze scharf in einen vordern, im Leben glashellen, und einen hintern, äusserst fein und dicht punktirten Raum getheilt. In diesem hintern Abschnitte liegt ein sehr grosser, heller Kern, im vordern eine Anzahl kleinerer. Von der punktirten, hintern Zellhälfte aus geht ein feiner Faden senkrecht nach abwärts bis an die Halsdrüse. So ist denn im Ganzen, trotz der auf den ersten Blick bedeutenden Verschiedenheit, doch leicht zu erkennen, dass die postventralen Ganglien beider Arten nach dem gleichen Princip gebaut, aber um 90° gegen einander verlagert sind, und man fühlt sich sehr versucht, diese ungleiche Situation des Ganglion mit der ungleichen Lage der Halsdrüsenmündung bei den zwei Species in eine Beziehung zu bringen.

Den letzten Theil des centralen Nervensystems bilden die Postlateralen Ganglien (Taf. 15, Fig. 3, 4, 5 *PLG*). Diese stellen bei *A. weismanni* wiederum eiförmige, aufrecht stehende Gebilde dar, die im Niveau der Seitenfelder in geringem Abstande hinter den

Lateralganglien liegen. Im Leben unterscheidet man, besonders bei frontaler Betrachtung, einen hellern Innenraum und eine dunkle, gewöhnlich von Körnern erfüllte Aussenzone. An conservirtem Materiale ist es gerade die helle Innenmasse, die sich dunkler färbt. Sie zeigt sich durch eine scharf markirte, faserige Grenzschicht gegen ihre Umhüllung abgesetzt (Fig. E). Innerhalb und ausserhalb liegen mehrere Kerne.

Bei *A. sagax* (Taf. 15, Fig. 5 *PLG*) liegt die grösste Axe des Ganglions wieder longitudinal. Ausserdem ist es wesentlich grösser, fast so gross wie das Seitenganglion, und immer mit grossen, im Leben gelblich aussehenden Körnern dicht erfüllt.

Commissuren.

Wir betrachten nunmehr die Commissurensysteme, durch welche die einzelnen Ganglien in bestimmter Weise mit einander in Verbindung treten.

Wie immer bei Nematoden, ist die Dorsoventralcommissur, der sogenannte „Schlundring" (Taf. 15, Fig. 3, 4, 5 *R*) weitaus am stärksten entwickelt, überhaupt in Folge seiner Breite und streifigen Beschaffenheit der am meisten ins Auge fallende Theil des ganzen Nervensystems. Er zieht in der üblichen Weise etwas geneigt nach unten und rückwärts und ist bei *A. weismanni*, besonders in seinem untern Theile, etwas breiter als bei der andern Species. Die Zahl der im Schlundring verlaufenden Fasern ist gross; man möchte glauben, dass ihrer eben so viele vorhanden seien als in der Umgebung des Ringes Ganglienzellen. Dabei stellt die Commissur eine wirkliche Ringbildung dar: sowohl oben als unten sieht man zahlreiche Fasern quer über die Mittelebene hinübertreten (Taf. 16, Fig. 8). Vielleicht wird auf diese Weise zwischen symmetrischen Ganglienzellen der rückwärtigen, durch den Schlund geschiedenen Gruppen eine transversale Verknüpfung hergestellt. Möglich ist aber auch, dass die quer verlaufenden Fasern des Ringes eine Kreuzung von Nervenbahnen zum Ausdruck bringen. — Nach seiner vordern Fläche zu trägt der Schlundring eine Anzahl von Kernen, die in undeutlich begrenzten, schwach färbbaren Zellen liegen, also wohl sicher keinen Ganglienzellen angehören. Besonders auffallend sind einige grosse flache Kerne, die man constant an der untern Seitenfläche findet (Taf. 16, Fig. 8 d).

Der Schlundring steht jederseits mit dem Lateralganglion durch eine eigenthümliche Brücke in Verbindung, die als Lateroventral-

commissur bezeichnet werden möge (Taf. 15, Fig. 3, 4, 5. Taf. 16, Fig. 8 *LVK*). Diese zwei ziemlich breiten Brücken entspringen nicht weit von einander an der Bauchseite aus dem Schlundring (Taf. 16, Fig. 8 *WLVK*) und nehmen ausser herabsteigenden Fasern desselben auch die abwärts gerichteten Fortsätze der im Ventralganglion gelegenen Nervenzellen auf (Taf. 16, Fig. 9 c). Sie ziehen von ihrer Ursprungsstelle schräg nach aussen und etwas nach hinten gerichtet hart am Ventralfeld vorbei bis unmittelbar an die Haut. Hier biegen sie scharf nach aussen um, schlüpfen unter dem Bauchmuskelband und — nachdem sie nach Art einer Bogensehne das Subventralfeld passirt haben — auch unter dem untern Seitenmuskelband hindurch, worauf sie abermals ihre Richtung verändern. Sie verlassen nämlich in plötzlicher Wendung die Haut, um an der ventralen Fläche des Seitenfeldes entlang centralwärts zu ziehen; dort münden sie am untern medialen Rande in das Lateralganglion. Ihre Fasern sieht man zum grossen Theil in die abwärts gerichteten Zipfel der Ganglienzellen (Taf. 16, Fig. 9 b) übergehen. — Da, wo die Lateroventralcommissur das Subventralfeld quer durchsetzt, tritt an ihrem caudalen Rande ein sehr schwacher Nervenfaden hervor (Taf. 15, Fig. 3, 4), wendet sich schräg nach oben und rückwärts und scheint an der dorsalen Grenze des Submedianfeldes entlang zu laufen.

Das Lateralganglion ist auch mit dem hinter ihm gelegenen postlateralen durch eine freilich viel schmächtigere Commissur verknüpft, die Postlateralcommissur (Fig. 3, 4, 5). An der rückwärtigen Partie des Seitenganglions sammeln sich einige, besonders von unten heraufsteigende Fasern zu einem bei *A. weismanni* kurzen, bei *sagax* erheblich längern Strang, der in gerader Richtung das Postlateralganglion erreicht und seine Fasern in die centrale Zellenmasse desselben entsendet (Fig. E, S. 314).

In ähnlicher Weise besteht eine Verbindung zwischen dem Ventralganglion und den beiden ihm nahe benachbarten Postventralganglien (Taf. 15, Fig. 3, 4, 5). Bei beiden Arten kommt diese Brücke, die wir Postventralcommissur nennen wollen, aus dem hintern Abschnitte des Ventralganglions hervor und verbindet sich mit jener Gruppe heller, in gefärbtem Zustande dunkler Zellen (Fig. E, S. 14), die — je nach der Species — den vordern oder obern Abschnitt des postventralen Ganglions bilden.

Körpernerven.

Von dem centralen Ganglien- und Fasersystem gehen in grosser Zahl periphere Nervenbündel aus. Zwei davon, nämlich der allem Anscheine nach nervöse Verbindungsfaden vom Postventralganglion zur Halsdrüse und jener kleine Nerv, der im Subventralfeld aus der Lateroventralcommissur entspringt, wurden bereits erwähnt. Jetzt sollen zunächst noch einige Nervenstränge, die den Schlundring nach rückwärts und den Seiten hin entsendet, als „Körpernerven" besprochen werden.

An der Bauchseite treten aus dem Schlundring dicht hinter dem Ursprung der Lateroventralcommissuren 2 starke Nerven hervor (Taf. 16, Fig. 8 *WBN*). Diese begeben sich in flachem, schräg caudalwärts gerichteten Bogen an die Seitenflächen des Ventralfeldes (Taf. 15, Fig. 3, 4, 5 *BN*), sinken allmählich herab bis fast an die Körperhaut und laufen hier, beiderseits in eine seichte Rinne der zwischen ihnen liegenden Gewebsleiste eingeschmiegt, noch eine gute Strecke weit getrennt nach hinten (Fig. C, S. 310), um endlich zu einem gemeinsamen Mittelstrang, dem Hauptkörpernerven oder Bauchnerven, verschmolzen zu werden.

Ein anderes, viel schwächeres Nervenpaar, das wir als Quernerven bezeichnen wollen, entspringt aus der Schlundcommissur in der Höhe des obern Randes der Seitenfelder (Taf. 16, Fig. 8 *QN*). Woher seine wenigen Fasern stammen, wurde mir nicht ganz klar, doch glaube ich eine directe Verbindung mit Zellen des Dorsalganglions gesehen zu haben. Die Quernerven begeben sich auf dem kürzesten Wege in den Raum zwischen Seitenfeld und oberm Seitenmuskel und ziehen nach hinten, ohne dass ich jedoch zur Bestimmung ihres Verlaufes im Stande gewesen wäre.

Histologisch bemerkenswerth sind 4 Paare von zarten Faserbündeln, die der Schlundring in annähernd radiärer Richtung an die 8 Längsmuskelbänder des Vorderleibs entsendet (Taf. 16, Fig. 8 *NoSM*, *NuSM*, *NBM*, ferner auch Taf. 15, Fig. 3 und 4). Diese Stränge nehmen ihren Ursprung zum Theil aus tief liegenden, zum Theil aus mehr oberflächlichen Faserbahnen der Schlundcommissur und können nach Heidenhain-Färbung als äusserst feine, tief gefärbte Fäden bis dicht heran an den einzelnen Muskel, den sie innerviren, verfolgt werden. Jeder Muskel schickt seiner Nervenfaser einen zarten, hellen Schlauch entgegen — wie weit, ist mir

bei der extremen Feinheit dieser Gebilde nicht klar geworden —, der die Faser wenigstens in ihrem distalen Theile deutlich umhüllt.

Kopfnerven.

Und nun komme ich zur Schilderung derjenigen Gebilde, die mich am meisten gefesselt. Anfangs aber, ehe ihre Verbindungsweise mit dem centralen Nervensystem mir klar geworden war, nicht wenig intriguirt haben. Die Structuren, um die es sich handelt, sind im Leben zart und transparent: man muss aus lauter Andeutungen ein Gesammtbild zu combiniren suchen. Ich bin auch nicht eher zu einem leidlichen Verständnisse gelangt, als bis ich die Organe auf sehr dünnen, mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten untersucht, — vor Allem freilich, bis ich die neue Arbeit von Goldschmidt (1903) über das Nervensystem von *Ascaris* gelesen hatte.

Ich will zunächst dasjenige beschreiben, was man am lebenden *A. weismanni* — die andere Species ist hierfür nicht günstig — erkennen kann.

Betrachtet man den Vorderleib des Wurms in Frontalstellung (Taf. 15, Fig. 4), so fallen 4 grosse, sehr fein granulirte, farblose oder ganz leicht grünlich schimmernde Zellen, die der vordern Schlunderweiterung an den Flanken und beiderseits der Mittellinie angelagert sind, leicht ins Auge (Fig. 4 *SPN* und *vSmPN*). Jede umschliesst einen kugligen hellen Kern, und man bemerkt, dass die 2 mittlern, die etwas weiter kopfwärts liegen, an ihrem Hinterende schräg abgestutzt und im Ganzen breiter sind als die seitlichen. Senkt man den Tubus, so findet man auch auf der gegenüber liegenden Seite des Schlundes 2 weitere Zellen, die in Form und Lage den beiden mittlern der Oberseite genau entsprechen. Es giebt also im Ganzen 6 solcher „Körnerzellen", 2 seitliche und 4 unter einander gleiche submediane. Wenn man den Wurm in die Profillage dreht (Taf. 15, Fig. 3), so überzeugt man sich, dass die Gestalt in Wirklichkeit bei allen sechsen die gleiche ist; denn jetzt erscheinen die submedianen Zellen gerade so schmal, wie früher die seitlichen, und umgekehrt. Jede einzelne ist also platt, breit, hinten schräg abgestutzt, im Ganzen etwa wie ein Schinken geformt. Am Vorderende aber laufen sie alle in eine schlanke, zuweilen fadenartig dünne Verlängerung aus.

Dieser folgen wir und gelangen ein gutes Ende weiter vorn an eine Stelle, wo auf gleichem Querschnitt alle 6 verlängerten Körnerzellen sich gabeln. Von jeder zweigt in

der Richtung auf die Peripherie ein Seitenast ab, auf den die feine Punktirung eine kurze Strecke übergeht, dann verschwindet. Die 6 Hauptfortsätze (Fig. 3, 4 *F*) dringen von der Gabelung ab energischer nach innen, schmiegen sich der hellen, musculösen Scheide des Mundstachels unmittelbar an und enden vor der Mitte derselben mit einer stumpfen Verdickung. Der ganzen Länge nach sind diese Stränge, zuletzt sogar etwas stärker granulirt. Ihre Enden haften fest an der Stachelscheide. Denn wenn die Scheide sich in leichten Zuckungen contrahirt, so sieht man das zierliche Sechseck der granulirten Kölbchen im Tempo mit auf und nieder gehen. Und während bei vorgeschobenem Stachelapparat die 6 Körnerzellen sammt ihren Ausläufern ziemlich straff an den Schlund herangezogen sind, werden sie bei maximaler Verkürzung des Bulbus nach rückwärts aufgestaucht, und der Winkel an der Gabelung vergrössert sich. — Wir erinnern uns, dass die Stachelscheide von 6 Muskelchen, 2 seitlichen und 4 submedianen, gebildet wird. Auf Grund dieser Einhelligkeit in Zahl und Lage und des innigen Zusammenhanges vermuthen wir sogleich — was die Schnitte bestätigen —, dass je ein Endkölbchen der granulirten Zellen mit je einem Muskelchen der Scheide in Verbindung steht.

Kehren wir jetzt an die Gabelstelle zurück und spüren dem Verlaufe der 6 peripher gerichteten Aeste nach, so ergiebt sich Folgendes. Wo die Körnchen verschwinden, setzt sich jeder Strang in einen sehr zart conturirten streifigen Faden fort, der zunächst — je nach der Lage des Stachelapparats — mehr oder minder steil nach aussen zieht, dann aber in elegantem Bogen sich kopfwärts wendet. Die beiden seitlichen Stränge sind schwächer als die 4 submedian verlaufenden. Alle 6 aber zeigen auf halbem Wege eine schlanke, spindelförmige Erweiterung. Und nun wieder etwas Wichtiges: die 6 zarten peripheren Aeste unserer Körnerzellen treten als Nerven in die 6 Sinnesorgane des Mundrandes ein. Jeder Strang verdünnt sich fadenförmig, durchsetzt die Haut und zieht ins Innere der betreffenden Borste oder Papille. Die submedianen Nerven, deren Sinnesorgane ja doppelte sind, spalten sich, kurz bevor sie die Kopfhaut erreicht haben.

Nachdem sich solchermaassen eine Beziehung der 6 granulirten Zellen zu Sinnesorganen ergeben hat, wird zweierlei wahrscheinlich. Erstens, dass auch die einwärts gerichteten Gabeläste nervöser Natur sind und nicht etwa Drüsen, wie man nach ihrem Aussehen

glauben möchte — ich habe sie wirklich Anfangs für Schmierdrüsen der Stachelscheide gehalten. Und zweitens liegt nunmehr die Vermuthung nahe, dass das hintere Ende der Körnerzellen mit dem centralen Nervensystem in irgend einer Verbindung stehen werde. In der That entdecken wir jetzt, wenigstens bei günstigen Exemplaren, etwas wie eine rückwärtige Fortsetzung der Körnerzellen. An den schräg abgestutzten, scheinbar freien Hinterrand derselben finden wir je eine zart conturirte, vollkommen durchsichtige Gruppe von 2 oder 3 Zellen angeschmiegt. Diese hellen Zellengruppen reichen sämmtlich bis dicht an die Schlundcommissur. Da aber die Körnerzellen selbst nicht auf gleichem Querschnitt liegen, so ergiebt sich, dass die mit ihnen verbundenen hellen Gruppen von ungleicher Länge sind: die der lateralen sind wesentlich kürzer, zellenärmer als die 4 submedianen.

Unter besonders günstigen Umständen, wenn nämlich der Bulbus durch seine Contraction die Stachelscheide sammt den Endkölbchen rückwärts gezogen und dadurch die Körnerzellen gezwungen hat, sich von der äussern Grenzhaut des Schlundes abzuheben, sieht man noch etwas mehr: eine sehr kurze und dünne Brücke von streifiger Substanz, die am caudalen Ende einer jeden Zellengruppe im innersten Winkel entspringt und in die Fasern der Schlundcommissur übergeht.

Um jedoch über die feinere Structur und wahre Bedeutung aller dieser Gebilde weitern Aufschluss zu erhalten, bedarf es der Schnittmethode. Danach erkennt man, dass die hellen, den einzelnen Körnerzellen rückwärts angefügten Zellenmassen, die aber mit Heidenhainfärbung gerade dunkler ausfallen als alles übrige, Gruppen von bipolaren Ganglienzellen sind. Jede entsendet eine Faser nach der Schlundcommissur, die andere nach vorn, und es scheint, dass diese kopfwärts gerichteten Fasern alsbald ins Innere der zugehörigen Körnerzelle aufgenommen werden. Die gangliöse Gruppe liegt jedoch, wie man jetzt erkennt, nicht frei, sondern sie wird scheidenartig umhüllt von einer grossen, hellen Zelle (Taf. 16, Fig. 7 *dSmPN* und *vSmPN*), die sich nach vorn zu bis über den Beginn der Körnerzelle hinaus erstreckt, rückwärts aber mit dem lockern, den Schlundring bekleidenden Gewebe zusammenhängt.

Merkwürdig sehen auf Querschnitten die Körnerzellen aus. In ihrem Innern liegt kopfwärts vom Kern ausser zerstreuten Brocken je ein oblonges, tief schwarz gefärbtes Gebilde, von dessen

zackiger Oberfläche feine Fäden strahlenförmig in das Plasma treten (Taf. 16, Fig. 7 *SPN*) — also genau die gleiche Structur, die wir in der körnigen grossen Zelle der postventralen Ganglien gefunden haben (S. 314); eine Uebereinstimmung, deren Wichtigkeit in die Augen springt.

Folgen wir jetzt einer Körnerzelle an der Hand einer guten Querschnittserie nach vorn, so sehen wir, dass von der Gabelungsstelle an in der Axe des innern Astes ein feiner, tief färbbarer Faden sichtbar wird, vermuthlich ein Nerv, der wohl mit einer der rückwärtigen Ganglienzellen verbunden ist, zwischendurch aber unter all den schwarzen Brocken und Punkten der ihn umhüllenden Körnerzelle nicht sicher verfolgt werden konnte. Dieser axiale Faden tritt endlich unmittelbar an den zugehörigen Stachelmuskel heran, um dort mitsammt dem Kölbchen, das ihn umschliesst, zu verschwinden. Er bewirkt zweifellos die Innervirung des Muskelchens.

Allein die Betrachtung der Querschnitte lehrt uns zugleich, dass die Verbindung der Stachelscheide mit dem herantretenden Ausläufer einer Körnerzelle sich unter complicirtern Verhältnissen vollzieht, als es am frischen Object den Anschein hatte (Taf. 16, Fig. 6). Es stellt sich nämlich zwischen den Endkölbchen einerseits und gewissen grossen Zellen ihrer Nachbarschaft, von denen ich bisher noch gar nicht gesprochen habe, eine wichtige, im Leben nicht erkennbare Beziehung heraus. Bei lebenden Würmern kann man unter günstigen Umständen neben jeder Körnerzelle — und zwar ventral von den beiden seitlichen, medial von den 4 submedianen — die zarten Umrisse einer oblongen Zelle finden (Taf. 15, Fig. 3 *G*). Dieselbe zeigt nach vorn zu eine Verlängerung, und man gewinnt den Eindruck, als ob ein äusserst feiner Faden von ihr ausginge, der die Körnerzelle und von der Gabelung ab ihren innern Ast begleitet, um neben den Kölbchen zu enden. Die Zelle und ihr scheinbarer Ausläufer enthalten in einer hellen Grundsubstanz zerstreute Körnchen, die gröber als die Punktirung der Körnerzelle und vor Allem, im Gegensatz zu jener, beweglich sind — Auf Schnitten aber finden wir Folgendes. In ihrem rückwärtigen, den Kern enthaltenden Theile liegen die 6 fraglichen, schwach färbbaren Gebilde dicht an den zugehörigen Körnerzellen, wobei die 2 dorsal gelagerten (Taf. 16, Fig. 7 e) sich in der Mittellinie berühren, während die ventralen (i) der ganzen Länge nach durch eine grosse, lang gestreckte Bindegewebszelle (h) geschieden sind. Noch ehe nun eine Körnerzelle beginnt in ihren halsartig verjüngten Vordertheil

überzugehen, wird sie von der ihr zugeordneten „Geleitzelle", wie wir diese Bildungen unter Vorwegnahme einer später zu begründenden Homologie benennen wollen, rinnenartig umfasst. Besonders die 4 submedianen Körnerzellen sind in der Höhe ihrer schwarzen, strahligen Innenkörper eine Strecke weit fast gänzlich von ihren Geleitzellen eingehüllt. Darauf verringert sich der Grad der Umschliessung wiederum, und bis zur Mitte der Stachelscheide finden wir die Querschnitte der Geleitzellen wieder neben resp. unter ihren Körnerzellen in der gleichen Anordnung wie vorher. Zum Schluss aber tritt eine neue Veränderung der gegenseitigen Lage ein. Die Geleitzellen begeben sich sämmtlich an die der Stachelscheide zugekehrte Seite ihres Körnerstranges. Jetzt legen sich die 6 Zellen unter erheblicher Anschwellung je einem Muskel der Stachelscheide an, als verwüchsen sie mit ihm. Die aussen herum im Kreise stehenden Endstränge der Körnerzellen aber treten centralwärts ins Innere ihrer Geleitzellen ein, bilden darin das erweiterte Endkölbchen und finden in der früher beschriebenen Art ihr Ende (Taf. 16, Fig. 6). Die Geleitzellen hören unmittelbar danach auf. In ihrem letzten Abschnitt habe ich tief färbbare, etwas strahlig gebaute Klumpen angetroffen, die, wenn ich nicht irre, zuweilen auch im Leben als hellere Flecke erkennbar sind.

Was nun die peripheren Gabeläste unserer „Körnerzellen" betrifft, so vermag ich über deren feinern Bau, da sie auf meinen Präparaten äusserst schwer zu verfolgen waren, leider nichts mitzutheilen. Dass die Körnerzelle wenigstens ihren Anfangstheil umkleidet, geht aus der Beobachtung im Leben sicher genug hervor. — Im Uebrigen beschränke ich mich darauf, die nahe liegende Vermuthung auszusprechen, dass die im weitern Verlauf der Aeste deutlich erkennbaren Nervenfasern caudalwärts die Körnerzelle durchziehen und mit bestimmten Ganglienzellen an deren Ende verbunden sind. Es ist bemerkenswerth und steht mit dieser Vermuthung in Einklang, dass gerade die seitlichen Körnerzellen an eine kürzere Endgruppe angeschlossen sind: die peripheren Nervenäste dieser Zellen sind entsprechend schwächer als die submedianen, wie sie ja auch im Gegensatz zu diesen nur ein einfaches Sinnesorgan zu versorgen haben.

Zur Erleichterung des Verständnisses habe ich in Fig. F ein schematisches Gesammtbild eines Kopfnerven mit allen seinen Theilen

beigefügt, das freilich auf Genauigkeit — besonders in Bezug auf Zahl und Lage der Fasern keinen Anspruch erheben soll.

Seitenorgannerv.

Mit den bisher betrachteten Nervenleitungen des Vorderendes stehen noch zwei weitere mächtige, bei beiden Species ohne viel Schwierigkeit erkennbare Bündel in nachbarlichem Zusammenhang, die an einer ganz andern Stelle ihren Ursprung nehmen.

Ich habe früher mitgetheilt, dass in die sonst durchsichtige Masse der beiden knollenförmigen Lateralganglien oberhalb ihrer Mitte je eine Wolke feiner Körnchen eingelagert ist und dass der so markirte Bezirk — wie gefärbte Schnitte beweisen — einer umfangreichen, in das Ganglion eingekeilten, aber offenbar nicht selbst gangliösen Zelle entspricht.

An dieser körnigen Stelle tritt ein starkes Nervenbündel aus dem Lateralganglion hervor (Taf. 15, Fig. 3, 5 *SON*). Dasselbe zieht in fast horizontaler Richtung nach vorn und hart am Schlundring vorüber, senkt sich darauf bedeutend gegen die Bauchseite, wobei es allmählich eine kolossale Breite gewinnt, läuft eine Strecke weit dicht oberhalb der lateralen Körnerzellen, um dann mehr oder minder unvermittelt in eine schlanke, strangartige Verlängerung über zu gehen. Bis zu dieser Stelle macht das Nervenband den Eindruck, als wäre es fast der ganzen Breite nach aus lauter hellen Fasern aufgebaut. Nur an den Rändern bemerkt man einen schmal abgesetzten

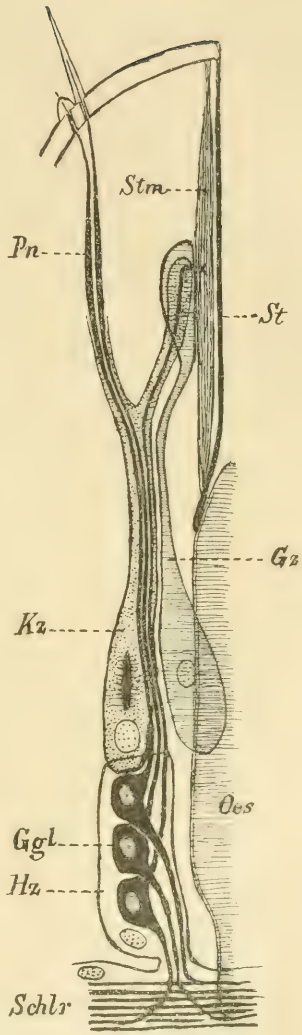


Fig. F.

Schematische Darstellung eines Kopfnerven mit seinen Hülfszellen und Endorganen. *Schlr* Schlundring. *Hz* die das Ganglion umhüllende Zelle. *Ggl* 3 Ganglienzellen. *Kz* Körnerzelle. *Pn* Papillennerv. *Gz* Geleitzelle. *St* Stachel. *Stm* Stachelmuskel. *Oes* Oesophagus.

Saum, der in mässiger Menge Körnchen enthält und allem Anscheine nach als eine scheidenartige Fortsetzung jener grossen, körnigen, am Ursprung des Bündels gelegenen Zelle zu betrachten ist. Distal von der verjüngten Stelle wird nun die Grenze zwischen der körnigen Hülle und der Fasermasse um Vieles deutlicher, ja, sie nimmt sogar die Beschaffenheit eines stark lichtbrechenden, offenbar membranösen Röhrchens an, das nun im Innern als Fortsetzung der Nervenfasern einen hellen, cylindrischen Strang umschliesst, aussen aber von einer knapp anliegenden körnigen Scheide umgeben wird.

Dieses doppelwandige Röhrchen wendet sich alsbald nach seinem Ursprung der Rückenseite zu, dann wieder geradeaus nach vorn. Zuletzt aber biegt es energisch gegen die seitliche Aussenfläche des Kopfes um und tritt von rückwärts heran an das Seitenorgan. Der helle Strang sammt seiner doppelten Umscheidung durchsetzt dessen Boden. Er endigt bei *A. weismanni* mit einer kleinen Kuppel, die sich in den Hohlraum des Seitenorgans erhebt (Taf. 15, Fig. 4 *SO*); bei *sagax*, soviel ich bei den ungünstigen Lichtbrechungsverhältnissen dieses dicken Hautgebildes im Profil erkennen konnte, in einer grubenförmigen Vertiefung (Fig. G).

Fig. G.

Seitenorgan von *A. sagax* im optischen Längsschnitt. *N* der herantretende Seitenorgannerv.

Was sich im Leben über den Bau der Seitenorgannerven beobachten liess, wurde durch das Studium von Schnitten nicht wesentlich vermehrt. Es stellte sich heraus, dass die Fasern des Nervenbündels von den nach aussen gerichteten Fortsätzen derjenigen Ganglienzellen, die an der obern und medialen Fläche der Seitenganglien gelegen sind (Taf. 16, Fig. 9a), ihren Ursprung nehmen. Da die nach abwärts austretenden Fasern jener Zellen in die Lateroventralcommissur und durch diese — eventuell noch durch Vermittlung ventraler Ganglienzellen — in den Schlundring übertreten, so kann die Bahn, die eine von den Seitenorganen aufgenommene Erregung zunächst durchläuft, mit einiger Sicherheit bezeichnet werden.

Durch das Studium von Querschnitten findet auch ein Gedanke, der sich bei Betrachtung des Ueberganges vom bandförmigen in den röhrenförmigen Theil des Seitenorgannerven von selbst ergiebt, dass

nämlich an dieser Stelle eine Verschmelzung zahlreicher Nervenfasern zu einem einzigen dünnen Strange stattfinden müsse, Bestätigung.

Zum Schlusse dieses Abschnittes mögen noch einige Zellen Erwähnung finden, die knapp vor dem Schlundring an mehreren Stellen zwischen die austretenden Nerven eingeschaltet sind (Taf. 16, Fig. 7 f, g). Im Leben sind dieselben öfters, aber nicht immer, von lichtbrechenden Körnchen erfüllt. Mit Eisenhämatoxylin lassen sie sich schwer, mit Karmin leichter färben. Ueber ihre Bedeutung weiss ich nichts. Vielleicht sind sie bindegewebiger Natur und dienen den nervösen Organen als Stützen und Polster, wie übrigens auch hinter der Dorsoventralcommissur in den von Leibeswand, Schlund und den grossen Ganglien begrenzten Räumen einzelne rundliche Bindegewebszellen enthalten sind.

Rumpfsinnesorgane.

Mit den bisher betrachteten Nervenendigungen — den die Mundöffnung umgebenden Borsten und Papillen, und den Seitenorganen — ist die Zahl der bei *Anthraconema* vorhandenen Sinnesorgane nicht erschöpft. Wir wissen schon, dass am Schwanzende der Männchen mehrere Reihen kleiner Papillen stehen. Während mir aber diese zu besondern Studien keine Veranlassung gaben, fand ich über die ganze Leibeslänge der Würmer zahlreiche andere, recht auffallende Sinnesorgane zerstreut, die nun, soweit ich über ihre Natur ins Klare kam, geschildert werden sollen.

Betrachtet man den Rumpf eines lebenden *A. weismanni*, so fallen in der Regel zu beiden Seiten des Körpers grosse, dunkle, mit groben Körnern dicht erfüllte Zellen sehr ins Auge. Sie liegen vorwiegend im Bereich der Seitenfelder, jedoch auch submedian, und zeigen sich, während sie sonst in ansehnlichen Zwischenräumen einander folgen, an zwei Stellen dicht gehäuft: beim Weibchen vor und hinter der Vulva, beim Männchen an den Flanken des Hinterleibes (Taf. 15, Fig. 2 *Z*).

In Folge der Undurchsichtigkeit der Inhaltsmasse kann man nur selten als hellen Fleck den Kern erkennen. Dagegen findet sich constant ein von der Zelle ausgehendes feines und farbloses Fädchen, das die Körperhaut bis an ihre äussere Fläche durchsetzt.

An conservirtem Materiale überzeugt man sich, dass die körnigen Zellen tief ins Innere, bis heran an die Darmwand reichen, und an den Stellen, wo sie besonders zahlreich sind, sieht es auf Querschnitten oft aus, als ob die laterale Leibeswand fast ausschliesslich von ihnen gebildet würde (Fig. H). Genaueres über ihre innere Structur in Erfahrung zu bringen, ist mir leider auch an Schnitten in Folge der Alles bedeckenden Körnermassen bis jetzt nicht geglückt. Sicher ist nur, dass ausser dem proximal gelegenen Kern noch ein helleres Gebilde darinnen steckt, das mit dem die Haut durchdringenden Fädchen verbunden ist. Um diesen innern Körper herum scheinen die Körnchen der Zelle öfters zu concentrischen Schichten geordnet zu sein (Fig. H 2).

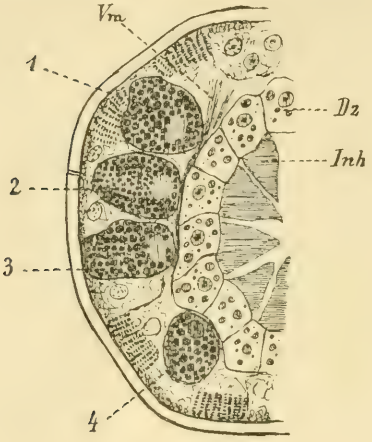


Fig. H.

Querschnitt durch *A. weismanni*-♀ kurz hinter der Vulva. Heidenhain-Präparat. *Vm* Vulvarmuskeln. *Dz* Darmzelle. *Inh* geronnene Inhaltsmasse. Die grosse Zelle *2* zeigt schalige Anordnung der Körner um einen hellern Innenraum. Bei Zelle *4* sieht man den Kern.

So machen denn die eigenthümlichen dunklen Zellen gewiss mehr den Eindruck grosser Hautdrüsen, deren Ausführungsgang in dem die Haut durchbohrenden „Fädchen" zu suchen wäre, als von nervösen Organen. Wenn ich trotzdem nicht zweifle, dass jede dieser körnigen Zellen von einem Nerven durchdrungen wird, dessen peripheres Ende als Fädchen die Haut durchsetzt, so sind Folgendes meine Gründe. In der vordern Körpergegend treten die Hautzellen minder auffallend hervor, sie werden spärlicher und kleiner. Dafür aber wird das Fädchen, das sie zur Haut entsenden, um so deutlicher, und es stellt sich als Regel heraus, dass jede Zelle rückwärts von der zugehörigen Hautdurchbohrung gelegen ist (Taf. 15, Fig. 3 *Z*). Noch weiter vorn aber, ungefähr von der Schlundringgegend an, kommt noch etwas Neues, Wichtiges hinzu: hier beschränkt sich die Haut nicht mehr darauf, zur Aufnahme der Endfädchen den feinen, frei nach aussen sich öffnenden Canal zu bilden, sondern sie erhebt sich über dem Canale als winziges, cylindrisches Stiftchen, in dessen Inneres man den Faden eintreten sieht (Taf. 15, Fig. 3). Zwischen diesen

Stiftchen und den zerstreuten Borsten, die das Kopfende hinter dem Mundpapillenkranze gewöhnlich trägt, besteht ausser in der Grösse kein Unterschied. Und auch an jenen Kopfborsten ist allemal ein von innen herantretendes, mit einer weiter rückwärts gelegenen körnigen Zelle verbundenes Fädchen aufzufinden. Die nervöse Natur dieser letztern Organe dürfte unbestritten sein; dann aber gilt das Gleiche natürlich auch für die grossen, im Rumpfe vertheilten borstenlosen Körnerzellen.

Und wenn etwa noch ein Zweifel an der Gleichwerthigkeit der beiderlei Gebilde bei *A. weismanni* bestehen sollte, so würde er durch die Verhältnisse der *A. sagax* völlig zerstört. Bei dieser Art, deren Sinnesorgane überhaupt stärker ausgebildet sind — man denke an die langen Mundborsten und das Seitenorgan — ist nicht nur das ganze Kopfende mit längern und kürzern Borsten, die alle den herantretenden Faden sammt Körnerzelle aufs Deutlichste erkennen lassen, reichlich besetzt (Taf. 15, Fig. 5), sondern auch am ganzen Rumpfe erhebt sich über jeder der grossen Hautzellen, ihren Endfaden aufnehmend, ein feines Haar (Fig. J). Borsten ohne basale Körnerzelle aber giebt es bei dieser Species nicht.

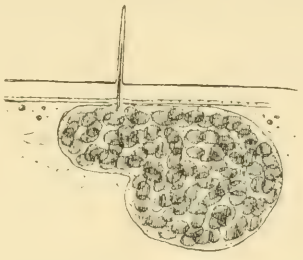


Fig. J.
Ein Rumpfsinusorgan von *A. sagax* nach dem Leben. 1000 : 1.

Unter solchen Umständen ist die Deutung der beschriebenen Gebilde als Sinnesorgane jetzt sicher gestellt. Wahrscheinlich spielen die körnerhaltigen Zellen eine ähnliche Rolle als scheidenartige Umhüllung der eigentlichen Nervenenden, wie solche früher für die speciellen Sinnesorgane des Kopfendes beschrieben wurden.

IV. Vergleiche.

Die hier in kurzen Zügen dargestellten Bauverhältnisse des Nervensystems der Gattung *Anthraconema* sind in so fern von etwas allgemeinerm Interesse, als durch ihre Kenntnis erstens zwei alte Streitfragen der Nematodenkunde ihre endgültige Erledigung finden, und zweitens eine unvermuthet weitgehende Homologie zwischen dem Nervensystem des freilebenden Rundwurmes und dem von *Ascaris* erwiesen wird.

Die Seitenorgane.

Obwohl man die Seitenorgane der freilebenden Nematoden seit lange kennt und sie als kreisförmige, elliptische oder spiralige Hautgebilde bei nahezu sämmtlichen Arten angetroffen hat, ist doch bis heute die Frage nach ihrer Function noch unentschieden.

Bastian (1866 p. 559) beschrieb sie als rein cuticulare Gebilde. Doch fand er sie bei *Plectus* (tab. 28, fig. 14) vermittels eines engen, rigiden Canales mit „durchsichtigen, gewundenen Gefässen" von ansehnlicher Breite — offenbar den Nervenbündeln — in Zusammenhang, und es ist seltsam, dass er über ihren physiologischen Werth nicht einmal eine Meinung äussert. Den nahe liegenden Gedanken, es handele sich um Sinneswerkzeuge, hat zuerst Marion (1870 p. 68) ausgesprochen, und zwar hielt er sie, wenigstens die bläschenförmigen, für Organe des Gehörs. Bütschli, der vorübergehend (1873 p. 16) zu dieser selben Auffassung gekommen war, bestreitet bald darauf deren Berechtigung (1874 b p. 5) und erklärt die Seitenorgane für umgewandelte Papillen, ohne sich doch darüber auszusprechen, ob sie dem Tast- oder Geschmacksinn dienen mögen. Einen neuen Standpunkt vertritt De Man (1886 p. 3). Weil nach seiner Beobachtung allemal ein feines „Röhrchen" in den Grund des nach aussen offenen Seitenorgans mündet und weil er ferner bei manchen Arten stabförmige Massen einer hellen Substanz an ihnen kleben sah, die den Eindruck machten, als wären sie ein aus der Oeffnung hervorgetriebenes Secret, so neigt er — wenn auch mit Vorbehalt — zu ihrer Deutung als Excretionsorgane. Jägerskiöld (1894 p. 493) stimmt dieser Auffassung zu. Doch erklärt er bald danach (1901 p. 8) auf Grund eigener Untersuchung die Gebilde wieder für Sinnesorgane und spricht das innere „Röhrchen" als den herantretenden Nerven an. Türk (1903 p. 290) äussert sich unbestimmt. Eine excretorische Function hält er für ausgeschlossen, da eine zugehörige Drüse fehlt. Dagegen giebt er an, dass bei *Thoracostoma* ein kräftiger „Muskel" mit dem Röhrchen in Verbindung stehe: sehr wahrscheinlich hat er da ein breites, streifiges Nervenband, wie das von *Anthraconema*, vor Augen gehabt.

Nachdem nun die Untersuchung des überaus günstigen *Anthraconema* einen Zusammenhang des Seitenorgans mit dem Nervensystem erwiesen hat, ist selbstverständlich die Frage nach ihrer Bedeutung überhaupt im Sinne Marion's und Bütschli's entschieden: die Seitenorgane der Nematoden sind Sinnesorgane.

Nur über die hellen, secretartigen Massen, die De Man an den Oeffnungen der Seitenorgane einiger Arten kleben sah, würde noch ein Wort zu sagen sein. Etwas sehr Aehnliches wie De Man hat schon vor ihm Bütschli (1874 b p. 6) mitgetheilt. Bei *Sphaerolaimus hirsutus* „schien sich vom Boden der Grube ein dieselbe fast ausfüllender blasser Körper zu erheben". Und ich vermuthe, dass die „sehr blassen Fortsätze", die er an Stelle von Seitenorganen bei *Spilophora* findet, in dieselbe Kategorie zu rechnen sind. — Nun fand ich auch bei *A. weismanni* mehrere Male, dass aus den Seitenorganen Klümpchen einer hellen, anscheinend gallertigen Substanz hervorragten, die ihrer Gestalt nach aussahen wie ein gequollener Abguss der Seitenorgangrube. Die Würmer, bei denen ich solches beobachtete, waren aber stets im Absterben begriffen, jeden Falls längere Zeit durch die vorgenommene Untersuchung misshandelt. Unter solchen Umständen vermuthe ich, dass die von De Man und Bütschli gesehenen analogen Dinge ebenfalls pathologisch sind. Vielleicht enthält bei vielen oder allen Arten der Hohlraum des Seitenorgans eine ihn ausfüllende helle, im Leben nicht nachweisbare Substanz, die unter abnormen Einwirkungen verquillt, sich loslöst und dann nach aussen vorragt oder wie ein Secretgebilde an der Mündung klebt.

Wenn wir zum Schluss noch die heikle Frage kurz berühren wollen, von welcher Art etwa die Reize sein möchten, die ein freilebender Nematod durch sein Seitenorgan empfängt, so kommen von vorn herein wohl nur chemische und Berührungsreize in Betracht. Zwischen diesen beiden aber ermöglicht die rein anatomische Beurtheilung keine sichere Wahl. Denn wenn auch im Allgemeinen zur Aufnahme mechanischer Reize solche Gebilde geeigneter sind, die in Gestalt von Borsten oder Papillen über die Hautfläche emporragen, und andrerseits die zur Chemoreception bestimmten Nervenendigungen gewöhnlich unter die Haut versenkt sind, so ist doch nicht einzusehen, warum bei einem im Wasser lebenden Geschöpfe nicht auch ein tief liegendes Nervenende für besondere Druckwirkungen empfänglich sein sollte.

Aber ich denke, dass uns die Stellung der Seitenorgane weit vorn am Kopf einen Fingerzeig giebt. Offenbar sind sie doch bestimmt, bei den Wanderungen der Würmer durch Schlamm und Sand, bei denen das Kopfende immer vorausgeht, eine richtungsbestimmende Rolle zu spielen, indem sie in der Bewegungsrichtung auftretende neue Reize recipiren. Diese Aufgabe würden sie

in ihrer seitlichen Situation, falls sie Tastorgane sind, nur schlecht, als Chemoreceptoren dagegen vortrefflich erfüllen können. Vor Allem aber bedenke man, dass dort, wo sie stehen, fast immer schon durch Borsten oder Papillen für die Aufnahme von Berührungsreizen ausgiebig gesorgt ist, ja, dass zuweilen, z. B. bei *A. sagax*, die Seitenorgane derartig von langen Sinnesorganen umstarrt sind, dass ihnen wirklich nichts zu tasten übrig bleibt.

Vielleicht weist auch die bedeutende Entfaltung der Seitenorgane gerade bei den Anthraconemen auf ihre Beziehung zu chemischen Zustandsänderungen des Mediums hin. Denn beide Arten sind selten und überaus träge, und um sich zur Paarung zusammen zu finden, bedürfen sie vielleicht in höherm Grade als die Verwandten der chemischen Reizbarkeit. Ueberdies schöpften wir aus der Bildung ihrer Verdauungsorgane den Verdacht, dass sie als Blutsauger ihre Nahrung suchen. Auch hierfür könnte ihnen eine extra hoch entwickelte Fähigkeit, auf chemische Reize hin ihre Bewegungsrichtung zu modificiren, von Nutzen sein.

Ich halte also bis auf Weiteres die Seitenorgane der ematoden für Werkzeuge der Chemoreception.

Die Rumpfsinnesorgane.

Wir haben erkannt, dass die grossen, körnerreichen, subcutanen Zellen, die bei *Anthraconema* im ganzen Rumpf zerstreut, besonders aber in der Vulvagegend des Weibchens und im Hinterleibe des Männchens gehäuft liegen, Theile von Sinnesorganen sind: das feine, die Haut durchsetzende Fädchen ist das sensible Nervenende; es tritt bei *sagax* in eine dünne Borste ein, bei *weismanni* mündet es frei an der Aussenfläche.

Nun sind ähnlich beschaffene Zellgebilde bei einigen andern freilebenden Nematoden, besonders bei *Thoracostoma* und den ihm nahe stehenden Gattungen, beschrieben worden, so von Marion (1870 p. 46, 47), Bütschli (1874 b p. 10), De Man (1889 p. 1), Jägerskiöld (1901 p. 41) und Türk (1903 p. 295). Aber alle diese Forscher betrachten die Zellen, soweit sie überhaupt über deren Bedeutung eine Ansicht äussern, als Drüsen und den Endfaden als ihren Ausführungsgang.

Dass jedoch diese „Hautdrüsen" durchaus in die gleiche Kategorie gehören wie die Rumpfsinnesorgane von *Anthraconema*, geht besonders aus den neuern gründlichen Beschreibungen Jägerskiöld's und Türk's hervor. Ihre Form, körnige Beschaffenheit und ihre Vertheilung im

Rumpfe ist genau die gleiche wie bei *Anthraconema*, selbst die Anhäufung im Bereich der Geschlechtsöffnungen findet sich wieder. Ferner sah Jägerskiöld im Innern der Zellen einen „Hohlraum von bestimmter Form", der Flüssigkeit zu enthalten schien, und Türk gewann den Eindruck, als wenn sie durch Querwände in 2 oder 3 Abtheilungen zerklüftet wären. Besonders bezeichnend aber ist, dass Jägerskiöld bei beiden von ihm untersuchten Arten aus den „Drüsenmündungen" sehr feine Borsten hervorragen sah. Freilich traut er von seinem Standpunkte aus diesem ganz gewiss richtigen Befunde selber nicht und kommt, wenn auch offenbar zögernd, zu dem Ergebnisse, es seien wohl nur Fädchen von ausgetretenem Secret gewesen.

Dass diese Rumpfsinnesorgane mit und ohne Borsten, wie sie bei *Anthraconema* und *Thoracostoma* sich finden — und vermuthlich gehören noch manche sonst beschriebene „Hautporen" etc., die Jägerskiöld (1901 p. 67) erwähnt, gleichfalls dazu — zur Aufnahme mechanischer Reize dienen, ist wohl zweifellos. Es wird besonders auch durch die Anhäufung der Organe im Bereich der Geschlechtsöffnungen nahe gelegt. Jedoch denke ich mir, dass sie gleichzeitig auch durch chemische Vorgänge erregbar sind. Es ist doch nicht wahrscheinlich, dass die an der Geschlechtsöffnung stehenden Organe auf jeden beliebigen Berührungsreiz hin die zur Copulation nothwendigen Muskelcontractionen hervorrufen werden. Sondern gewiss geschieht dies immer nur dann, wenn der Wurm zugleich von dem chemischen Reize eines begattungsfähigen Individuums entgegengesetzten Geschlechts getroffen wird.

Das Nervensystem der Nematoden.

Mehr als das Uebrige hat mich selbst die ausserordentlich weitgehende histologische und anatomische Uebereinstimmung interessirt, die sich zwischen dem Nervensystem von *Anthraconema* und dem von *Ascaris* — dem einzigen, das man bis jetzt genauer kennt enthüllte. Zwingt uns doch diese Uebereinstimmung, zahlreiche Einzelheiten im Bau der beiden sonst so verschiedenen Würmer fortan als Merkmale der ganzen Classe aufzufassen.

1. Histologie.

In jüngster Zeit ist, wie man weiss, die Kenntniss des Nervensystems von *Ascaris* in hohem Grade durch eine Arbeit von Goldschmidt (1903) gefördert worden. Ausser einigen Angaben über den

Schlundring, die feinere Structur der Papillen und ihre Verbindungsweise mit Nerven enthält seine Schrift die erste Mittheilung über sonderbare, bis dahin ganz unbekannte Zellgebilde, die mit dem eigentlichen, aus Ganglienzellen und Fasern aufgebauten Nervensystem in offenbar secundärer Weise verbunden sind. Goldschmidt unterscheidet sie als Stütz- und Geleitzellen. Beide Arten stellen lang gestreckte, kolbenförmige Körper dar, von denen alle diejenigen Nervenbündel, die an Sinnesorgane herantreten, begleitet werden, zwischen denen aber folgender Unterschied besteht. Die Stützzellen nehmen das Faserbündel mehr oder minder weit vor seinem peripheren Ende völlig in sich auf, so dass sie es bis zuletzt wie eine Scheide umhüllen. Einige von diesen Zellen zeigen eine merkwürdige innere Structur: in ihrem Innern liegt ein Strang von dichter, tief färbbarer Substanz, der sich stellenweis in einzelne Fasern auflöst und in das umgebende Plasma zahlreiche feine Fädchen strahlenförmig entsendet. Goldschmidt nimmt an, dass dieses — vielleicht rigide — innere Gebilde zur Versteifung der Zellen dienen und ihnen den Werth mechanischer Stützorgane verleihen soll. — Die Geleitzellen, die übrigens nicht an sämmtlichen Sinnesnerven vorhanden sind, stehen mit den Faserbündeln in loserm Zusammenhang. Gewöhnlich schmiegen sie sich nur dem letzten Ende des Nerven und der ihn umhüllenden Stützzelle rinnenförmig an. Doch kommt es auch vor, dass das ganze periphere Organ, Nerv und Hülle, auch von der Geleitzelle, als einer zweiten Scheide, völlig umschlossen wird.

Mir konnte nichts erwünschter sein als die Veröffentlichung dieser wichtigen Befunde. Ohne dieselben würden mir mancherlei Bauverhältnisse und Lagebeziehungen am Nervensystem des so viel kleinern *Anthraconema* ziemlich unverständlich geblieben sein. Jetzt aber wird durch Vergleich der beiden Objecte zweifellos, dass auch bei *Anthraconema* Stütz- und Geleitzellen mit dem eigentlichen Nervensystem verbunden sind, und hier und dort ist die Beziehung zu den Nervenendungen wie zum Theil auch ihre innere Structur eine überraschend ähnliche.

In unserer Beschreibung der 6 gabeltheiligen Kopfnerven, die vom Schlundring nach der Stachelscheide und den Mundpapillen ziehen, haben, wie man sich erinnern wird, die fein granulirten „Körnerzellen" eine grosse Rolle gespielt. Sie nehmen die Faserbündel, die aus den dicht hinter ihnen gelegenen Ganglienzellen ent-

sprungen sind, in sich auf, umhüllen sie wie eine Scheide und können in dieser Situation wenigstens bis an das eine Ende des Nerven — die Innervationsstelle des Stachelmuskelchens — mit Sicherheit verfolgt werden; doch schienen sie auch auf den äussern Gabelast ihres Nerven überzugehen. Liegt schon hierin eine Uebereinstimmung mit den Stützzellen von *Ascaris*, so ist die Gleichheit der innern Structuren eine ganz frappante. Auf Schnitten hat sich gezeigt, dass jede Körnerzelle ein oblonges, tief färbbares Gebilde umschliesst, von dessen Oberfläche feine radiäre Strahlen ringsum in das Plasma der Zelle übergehen, — ganz genau wie an den meisten Stützzellen von *Ascaris*.

Die gleiche sonderbare Structur haben wir an den grossen untern Zellen der postventralen Ganglien festgestellt (S. 314). Auch diese Zellen zeichnen sich bei beiden *Anthraconema*-Arten im Leben durch ihre feinkörnige Beschaffenheit aus; auch sie stehen mit je einer Gruppe kleinerer, farbloser Ganglienzellen in nachbarlichen Zusammenhang. So dürfte denn sicher sein, dass jede von diesen grossen granulirten Zellen als Stützzelle ihres Ganglions aufzufassen ist und einen Nervenstrang, der von jener ausgeht, umscheidet. Vermuthlich ist jener zipfelförmige, gleichfalls granulirte Fortsatz, den die Zelle bei *A. weismanni* nach vorn, bei *sagax* ventralwärts entsendet und der in beiden Fällen an das Endstück der Halsdrüse heranzutreten scheint, nichts anderes, als die von der Stützzelle gelieferte Scheide eines feinen nervösen Ausläufers der postventralen Ganglienzellen.

Zwar nicht durch den Besitz eines strahligen Innenkörpers, wohl aber in sonstigen Eigenschaften stimmt je eine Zelle der mächtigen Lateralganglien mit den hier beschriebenen Gebilden überein. Diese sonst farblosen Ganglien enthalten allemal am Ursprung des Seitenorgannerven eine umfangreiche, im Leben fein granulirte Zelle, die das dicke Faserbündel begleitet und bis an sein Ende scheidenartig umhüllt. Auch diese Zelle wird als „Stützzelle“ ihres Nervenbündels betrachtet werden dürfen.

Wenn sich sonach — ausser der Lagebeziehung zu Nervenfasern — die körnige Beschaffenheit im frischen Zustande als ein augenfälliges Merkmal der Stützzellen von *Anthraconema* herausgestellt hat, so liegt es nahe, auch an den postlateralen Ganglien den granulirten Abschnitt, der die Ganglienzellen in diesem Falle äusserlich umhüllt, der Gruppe der Stützzellen beizuzählen.

Und endlich ist mir wenig zweifelhaft, dass jene ansehnlichen,

mit Körnern erfüllten Zellen, die der Masse nach den Hauptbestandtheil der Rumpfsinnesorgane bilden, nichts anderes sind als Stützzellen, von denen das die Haut durchbohrende Nervenende umgeben wird.

Auch die andere Sorte accessorischer Zellen, die „Geleitzellen" Goldschmidt's, fehlen bei *Anthraconema* nicht, und ich habe mir schon im vorigen Capitel erlaubt, von dieser treffenden Bezeichnung Goldschmidt's Gebrauch zu machen. „Geleitzellen" fanden wir neben allen 6 gegabelten Kopfnervensträgen. Sie sind im Leben etwas gröber, aber viel spärlicher punktirt als die Körnerzellen und begleiten den innern Ast ihres Nervenstranges, indem sie ihn stellenweise rinnenförmig umhüllen, bis heran an die Stachelscheide. Zum Schluss aber nimmt eine jede das Endstück der zugehörigen Stützzelle sammt ihrer Nervenfaser völlig in sich auf, und wir finden dann — wie an manchen Sinnesorganen von *Ascaris* — 3 verschiedene, in einander geschobene Zellgebilde.

Es erscheint vielleicht gewagt, über den physiologischen Werth dieser seltsamen, dem Nervensystem zugetheilten Hülfsorgane schon jetzt eine Ansicht äussern zu wollen. Ich meine jedoch, dass Goldschmidt's Gedanke, die Stützzellen seien zum Schutze und zur mechanischen Stützung der Nervenfasern bestimmt, nach den Befunden an *Anthraconema* nicht mehr zutreffend erscheint, wenigstens nicht ausschliesslich. So mächtige, massive Zellen, wie die Körnerzellen der Rumpfsinnesorgane, hätten als blosse Stützapparate von Nervenenden wohl keinen Sinn. Ich möchte eher vermuthen, dass ihre Function eine nutritorische ist. Nach Untersuchungen von Garten (1903, p. 54—58) am Olfactorius des Hechtes scheint die Markscheide der Wirbelthiernerven ein Organ zu sein, das dem Nerven die Mittel zu raschem Ersatz verbrauchter Stoffe gewährt und so seine Ermüdung verhindert. Vielleicht leisten den Nerven der Nematoden ihre Stütz- und Geleitzellen denselben Dienst. Hierfür spricht noch Folgendes. Wenn die Nerven eines mechanischen Stützorgans bedürfen, so sollte man meinen, dies träfe für alle im selben Maasse zu, und alle wären gleichmässig mit gleich beschaffenen Hülfszellen ausgerüstet, — was ja durchaus nicht stimmt. Denken wir uns aber die Thätigkeit der Stütz- und Geleitzellen als eine vorwiegend chemische, so würde begreiflich sein, dass je nach ihrer Verbindung mit Muskeln oder qualitativ

verschiedenen Sinnesorganen auch ihre eigene Leistung und darum ihr Bau entsprechende Verschiedenheiten erkennen lässt.

2. Anatomie.

Nach dieser einleitenden Darlegung über das Gemeinschaftliche in der Nervenhistologie von *Anthraconema* und *Ascaris* gehe ich dazu über, Punkt für Punkt das Nervensystem des freilebenden Nematoden mit dem des Parasiten zu vergleichen, wie es hauptsächlich durch Bütschli's Untersuchungen (1874 a) bekannt geworden ist.

* * *

Bei *Ascaris* liegen caudalwärts vom Schlundring eine beträchtliche Menge grosser, meist bipolarer Ganglienzellen in folgender Vertheilung: nur wenige enthält die dorsale Mittellinie, eine grössere Anzahl die Bauchlinie, weitaus die meisten entfallen links und rechts auf das Seitenfeld. Doch sind die Ganglienzellen bei *Ascaris* nicht zu compacten, glatt umschriebenen Massen zusammen gedrängt, sondern sie liegen etwas zerstreut, gleichsam aus einander gezogen.

Nun geht aus den Abbildungen von Bastian (1866 tab. 24), Bütschli (1874 a tab. 6 fig. 1) und Hesse (1892 tab. 23 fig. 1) deutlich hervor, dass sowohl die ventrale als die 2 seitlichen Gruppen nicht einheitlich, sondern nach Lage und Grösse ihrer Zellen in Abschnitte gegliedert sind. Rückwärts vom eigentlichen Bauchganglion liegen links und rechts, durch Fasern mit ihm zusammenhängend, 2 Gruppen von grössern Ganglienzellen. Und ähnlich zerfallen die lateralen Anhäufungen in je eine vordere und eine hintere Partie, die durch Faserzüge mit einander verbunden sind und von denen wiederum die hintere aus grössern Zellen besteht. Es lassen sich also bei *Ascaris* im Ganzen 8 Gruppen unterscheiden: 1 dorsale, 3 ventrale und 4 in den Seitenfeldern.

Vergleichen wir hiermit die Anordnung der 8 „centralen" Ganglien von *Anthraconema*, so erkennt man sofort die deutliche Homologie. Auch hier ein kleines dorsales, ein grösseres Ventralganglion, und 2 gewaltige Zellenmassen im Bereich der Seitenfelder. Schräg hinter dem Bauchganglion aber liegen, durch Commissuren mit ihm vereinigt, die beiden postventralen, und jedem Seitenganglion ist ein postlaterales angefügt.

Bei vielen Nematoden tritt übrigens die räumliche Zusammen-

fassung der Ganglien, die bei *Anthraconema* so vollendet ist, noch mehr zurück als bei *Ascaris*, unter Umständen so weit, dass die Grenzen der einzelnen Bezirke ganz verschwinden. Wie schon Eberth (1863) mitgetheilt hat, ist bei zahlreichen freien Nematoden der Schlund von einer förmlichen Scheide, einer einzigen Schicht grosser heller Zellen umhüllt, und Bütschli (1874a, p. 81) erklärt dieselben — wenigstens zum Theil — mit Recht für Ganglienzellen.

Trotz dieser weitgehenden, offenbar durch Raummangel bedingten Nivellirung braucht selbstverständlich die gruppenweise Homologie der Ganglienzellen und ihrer accessorischen Gebilde nicht verloren zu sein. Und in der That weist das Verhalten gewisser Nerven, wie wir sehen werden, darauf hin, dass den compacten Ganglien von *Anthraconema* je ein gleich gelagertes Territorium jener zelligen Scheide entspricht.

Andrerseits scheint es, als ob bei einem Parasiten eine grössere Annäherung an die Verhältnisse von *Anthraconema* bestünde. Nach Schneider (1866, p. 224) ist beiderseits an den Nervenring von *Oxyuris curvula* ein eiförmiger, gerader, nach rückwärts ziehender „Schlauch" mit einer grossen kugelförmigen Endblase angehängt. Vermuthlich handelt es sich hier um ein gesondertes postlaterales Ganglion.

* * *

Der Schlundring von *Anthraconema* stimmt in fast allen Punkten mit dem von *Ascaris* überein. Hier wie dort entspringt an der Bauchseite aus dem Hinterrande des Ringes mit 2 convergirenden Wurzeln der mediane Bauchnerv. Und es ist, besonders nach Bütschli's Angaben (1874b, p. 7) zweifellos, dass ein solcher Ursprung des Hauptkörpernerven für alle Nematoden typisch ist.

Unmittelbar vor den Wurzeln des Bauchnerven treten bei *Ascaris* nach Bütschli's Darstellung (1874a, p. 82) links und rechts starke Faserbündel aus, die sich direct nach abwärts (tab. 6, fig. 3) an die Innenfläche der Haut begeben, an dieser entlang in leichtem Bogen empor zum Seitenfeld ziehen und mit Ausläufern der dort gelegenen Ganglienzellen verbunden sind. Es ist klar, dass dieses Faserband, das später von Hesse (1892, p. 554) als „subcuticularer Lateroventralnerv" bezeichnet wurde, nach Ursprungsweise und Verlauf vollkommen der Lateroventralcommissur von *Anthraconema* entspricht.

Das gleiche Gebilde ist auch von Türk (1903, p. 301) bei *Thoracostoma* und *Cylicolaimus* beschrieben worden, jedoch mit einer bemerkenswerthen Veränderung. Bei diesen Würmern behält die Commissur, nachdem sie an die Haut herangetreten ist, nicht die Form eines schmalen Bandes bei, sondern sie öffnet sich pinselartig, und ihre Fasern ziehen über eine breite Fläche vertheilt hinauf zum Seitenfelde. *Thoracostoma* und *Cylicolaimus* gehören zu den Formen, bei denen die Gesammtheit der Ganglienzellen zu einer platten, den Schlund umgebenden Röhre ausgebreitet ist. Wenn nun bestimmte Territorien dieser Röhre — wie wir oben vermutheten — den Ganglien von *Anthraconema* und *Ascaris* gleichwerthig und darum auch alle Fasern der Lateroventralcommissur in der für jene Würmer typischen Weise mit bestimmten Ganglienzellen verbunden sind, so ergiebt sich die Nothwendigkeit der pinselförmigen Divergenz von selbst.

Dicht am Ursprung der Lateroventralcommissur (Bütschli 1874 a, tab. 6, fig. 1) geht bei *Ascaris* ein dünner Nervenstrang nach hinten und oben, der dann caudalwärts umbiegt und zwischen den Muskeln des untern Feldes nach hinten zieht; es ist der von Bütschli entdeckte „untere Sublateralnerv", ein Strang, den später Hesse (1892, p. 559) durch das ganze Thier verfolgen konnte. Mit diesem Nerven stimmt der kleine, bei *Anthraconema* direct aus der Lateroventralcommissur entspringende und im Subventralfeld eine Strecke weit verfolgte Faserstrang sehr wahrscheinlich überein.

Aber *Ascaris* besitzt nach Bütschli noch einen „obern Sublateralnerven" von ganz anderer Ursprungsweise. Derselbe tritt in der Höhe des obern Randes der Seitenfelder aus dem Schlundring hervor, begiebt sich geraden Wegs nach der Subcuticula und dann in dieser so weit dorsalwärts, bis er den gleichen Abstand vom Seitenfeld wie sein ventraler Gefährte erreicht hat; dann wendet auch er sich zwischen den Muskeln nach hinten. Genau ebenso entspringt bei *Anthraconema* jener Nerv, den ich als „Quernerven" bezeichnet habe. Ich konnte ihn nur bis zur Haut verfolgen, zweifle aber kaum, dass er daselbst dorsalwärts umbiegen wird, um in gewisser Höhe über dem Seitenfeld nach hinten zu ziehen.

Bedeutend ist die Aehnlichkeit zwischen *Anthraconema* und *Ascaris* auch in der Innervirung der Muskeln des vordern Körperendes. Schon Schneider (1866, p. 224) erkannte, dass es bei *Ascaris* kopfwärts vom Nervenring keine „Muskelfortsätze" mehr giebt; die ersten treten gerade in seiner Höhe auf, begeben sich,

zu 4 Bündeln gesammelt, an ihn heran und verschmelzen, wie er sagt, in den Submedianlinien mit seiner Scheide. Wenn diese Darstellung später durch Bütschli (1874a, p. 79) auch in Einzelheiten etwas modificirt worden ist, so bleibt doch bestehen, dass fast die gleiche Beschreibung für *Anthraconema* gilt.

Bei so vielseitiger Uebereinstimmung muthet der Umstand, dass ein Homologon des kräftigen unpaaren Rückennerven von *Ascaris* bei *Anthraconema* fehlt, beinahe wie eine Enttäuschung an. — Auch Bütschli (1874b, p. 7) hat bei freilebenden Nematoden mit einer einzigen, zweifelhaften Ausnahme nie einen Nervus dorsalis entdecken können.

* * *

Um so vollkommener und interessanter ist nun aber die Homologie im Bau aller derjenigen nervösen Gebilde, durch die das centrale System mit Organen des Kopfendes in Verbindung steht.

Bei *Anthraconema* wird die Anordnung der borsten- und papillenförmigen Kopfsinnesorgane von der Sechszahl beherrscht: 4 von ihnen (die doppelten) stehen submedian, 2 (die einfachen) lateral. In dieser besondern Gruppirung liegt aber durchaus kein Merkmal, das etwa für unsere Gattung charakteristisch wäre: im Gegentheil, schon Schneider (1866, p. 235 und 237) hatte mit scharfem Blicke erkannt, dass die Kopfsinnesorgane parasitischer wie freilebender Nematoden immer in 6 Gruppen und zwar immer auf Submedian- und Seitenlinien vertheilt sind. Und seither ist noch im Besondern erwiesen worden, dass gerade bei freilebenden Nematoden genau das gleiche Zahlen- und Stellungsverhältniss der Kopfsinnesorgane, das für *Anthraconema* gilt — einfache laterale und doppelte Submedianpapillen —, ganz ungemein häufig wiederkehrt.

Wie sich hiernach voraussehen lässt, stellt auch die Sechszahl der vom Schlundring nach vorn ziehenden Nervenstränge und ihre Vertheilung auf Seiten- und Submedianfelder keine Besonderheit der Anthraconemen dar. Schneider und Bastian kannten bereits die 6 entsprechenden Nerven von *Ascaris* und ihren Uebergang in die Mundpapillen. Bütschli und Hesse fügten unserer Kenntniss einiges weitere hinzu. Vor Allem aber verdanken wir Goldschmidt (1903) eine genaue Schilderung von Ursprung, Bau und Ende der 6 Nervenstränge. Seine Beschreibung wollen wir jetzt einem specialisirten Vergleich zwischen *Ascaris* und *Anthraconema* zu Grunde legen.

Bei *Ascaris* entspringen also aus dem Vorderrande des Schlundringes lateral und submedian 6 schwache Nervenbündel, von denen jedes dicht vor dem Ring mit einer Gruppe von Ganglienzellen — im Allgemeinen je eine Zelle für jede Faser — verbunden ist. Da aber die 4 submedianen Stränge 3 mal so reich an Fasern sind wie die seitlichen, so ergiebt sich eine entsprechende Differenz in der Zahl der zugehörigen Ganglienzellen. — Und wir erinnern uns sogleich, dass auch bei *Anthraconema* die zwischen Schlundring und „Körnerzellen" eingeschalteten Ganglienzellengruppen submedian bedeutend grösser sind als in den Seitenfeldern.

Von Stütz- und Geleitzellen, wie bei *Anthraconèma*, begleitet, ziehen die Nervenstränge geradeaus nach vorn. Aber nicht alle ihre Fasern endigen in den zugeordneten Kopfsinnesorganen. Von den Nerven der 4 submedianen Bündel zweigt vielmehr eine Anzahl kurz vor dem Ende nach innen ab und verästelt sich frei im Gewebe der Lippenbasis. Bezüglich der lateralen Bündel hat Goldschmidt nichts Aehnliches mitgetheilt. Da aber in jeden dieser Stränge vom Schlundring zwei Fasern übertreten, bei der Schilderung des lateralen Endorgans aber nur von einem direct herantretenden Nerven gesprochen wird, so gewinnt die Möglichkeit Raum, dass auch von den seitlichen Bündeln einwärts gerichtete Zweige in das Lippengewebe entsendet werden. Trifft diese Vermuthung, wie ich in Anbetracht der dem ganzen Aufbau des Kopfes zu Grunde liegenden Dreistrahligkeit glauben möchte, zu, so ergäbe sich eine neue frappante Homologie mit *Anthraconema*. Es ist klar, dass der Mundstachel des freilebenden Wurms sammt seiner Muskelscheide morphologisch der Lippengegend von *Ascaris* entspricht: dann könnten die 6 innern, bei *Anthraconema* an die Stachelmuskeln heran tretenden Gabeläste der Kopfnerven die Homologa der einwärts ins Lippengewebe entsandten Nervenzweige von *Ascaris* sein.

* * *

Es hat sich — was bisher wohl geahnt, aber nicht sicher bewiesen werden konnte — eine vollständige Homologie zwischen den Mundpapillen von *Ascaris* einerseits und den „Kopfsinnesorganen" von *Anthraconema* und andern freilebenden Nematoden herausgestellt. Das gemeinsame Merkmal aller dieser Gebilde liegt in der unmittelbaren Innervirung von den 6 Kopfnerven aus. Bei folgerichtiger Anwendung dieses Kriteriums werden natür-

lich alle diejenigen — äusserlich ganz ähnlichen — Organe, die bei vielen Nematoden vor oder hinter dem Kranze der Kopfsinnesorgane stehen, aber ihre Nerven aus irgend einer andern Quelle erhalten, von der Homologie mit jenen ausgeschlossen. Es ist zu vermuthen, dass solche „secundäre" Borsten oder Papillen den echten Kopfsinnesorganen auch functionell nicht gleichwerthig sind.

Allein es scheint, als ob die sonst so evidente Uebereinstimmung im Bau der Kopfsinnesorgane des Parasiten und seiner freilebenden Verwandten in einem sehr wichtigen Punkte doch versagte. Bei *Anthraconema* und vielen, vielleicht fast allen, freien Nematoden stehen in den Submedianlinien doppelte, in den Seitenfeldern aber einfache Sinnesorgane. Bei *Ascaris* aber sind, wie zuerst Hesse gezeigt hat, sämmtliche Mundpapillen, auch die seitlichen, verdoppelt. Und dies darf nicht etwa als nebensächliches Moment, vielleicht als eine secundäre Spaltung der Lateralpapillen, betrachtet werden. Denn von den 2 seitlichen Papillen wird die eine, nämlich die dorsal gelegene, überhaupt gar nicht von den Kopfnerven aus innervirt: der laterale Kopfnervenstrang tritt ausschliesslich in die ventrale Seitenpapille ein, und dem zu Folge entspricht nur diese dem einfachen seitlichen Sinnesorgan freilebender Nematoden. — Was bedeutet dann aber die überzählige dorsale Seitenpapille von *Ascaris*? Die Antwort ist überraschend.

Nach Goldschmidt unterscheidet sich das obere seitliche Sinnesorgan von allen übrigen Mundpapillen durch die grosse, so zu sagen, unmotivirt grosse Zahl der mit ihm verbundenen Nervenfasern. Nicht weniger als 12 von einer Stützzelle scheidenartig umhüllte Fasern treten heran. Diese aber verschmelzen mit einander, ehe sie die Haut erreicht haben, und der so gebildete Zapfen durchsetzt zugespitzt in einem von der Stützzelle gebildeten Röhrchen die Cuticula (l. c. p. 38). Folgt man dem starken Nervenbündel caudalwärts, so zeigt sich, dass es in der Seitenlinie zwischen Schlund und Seitenfeld und dicht oberhalb der eigentlichen lateralen Kopfnerven verläuft. Beide zusammen sehen wie ein gemeinsames Bündel aus; und die besondere Breite dieses „Seitenerven" war schon Bastian und Bütschli aufgefallen. Am Schlundring aber trennen sich die Wege der beiderlei Faserzüge. Der laterale Kopfnerv mündet, nachdem er sein kleines Ganglion gebildet hatte, bekanntermaassen in die Ringcommissur. Die 12 dorsalen Fasern aber „treten gar nicht von vorn in den Nervenring ein, zeigen vor demselben auch keinerlei Ganglienzellen, sondern laufen

an dem Nervenring vorbei und stehen erst hinter diesem mit grössern bipolaren Ganglienzellen in Verbindung. Diese liegen in einer Gruppe beisammen und stellen nichts Anderes als die sog. Seitenganglien dar" (l. c. p. 14). Die Stützzelle des Bündels, die sich übrigens in so fern wesentlich von denen der Kopfnerven unterscheidet, als sie eines strahligen Innenkörpers entbehrt, reicht bis hinter den Schlundring. Eine Geleitzelle fehlt.

Es kann Niemandem entgangen sein, dass diese ganze Beschreibung beinahe ebenso gut auf den Seitenorgannerven von *Anthraconema* passen würde. Der Ursprung aus dem Seitenganglion, der Reichthum an Fasern, das Vorhandensein einer lang gestreckten Hülfszelle von besonderer Structur, sodann der Verlauf dicht oberhalb des lateralen Kopfnerven, die endliche Verschmelzung aller Fasern zu einer einzigen und deren Umhüllung von einem Röhrchen, das die Stützzelle bildet, — alle diese Merkmale gelten in gleicher Weise für den Seitenorgannerven von *Anthraconema* wie für den zum obern lateralen Sinnesorgan führenden Strang von *Ascaris*. Und es besteht darum gar kein Zweifel, das beide Nervenbahnen als homolog betrachtet werden müssen.

Was aber für die Nerven erwiesen ist, trifft nothwendig auch für die damit verbundenen Sinnesorgane zu. Das heisst: die obere seitliche Mundpapille von *Ascaris* ist ein Homologon des Seitenorgans der freilebenden Nematoden.

An die Feststellung dieser Thatsache sei zum Schluss noch eine kurze Betrachtung über die muthmaassliche Geschichte jenes in zweifacher Form und Lage auftretenden Sinnesorgans angefügt.

Schon Bütschli (1874 b, p. 6) hat, wie erwähnt, den Gedanken ausgesprochen, dass die Seitenorgane der freilebenden Nematoden nichts Anderes als „in besonderer Art modificirte Papillen" seien, und zwar hält er sie für die Homologa von „Halspapillen", wie solche von Schneider bei *Ascaris* beschrieben worden waren.

Wenn nun auch dieser specielle Vergleich, dem später Jägerskiöld (1901, p. 7) zugestimmt hat, nicht beibehalten werden kann, so scheint doch auch mir die Ableitung der Seitenorgane von Papillen zweifellos. Und zwar vermuthe ich, dass der phylogenetische Vorläufer des Seitenorgans an derselben Stelle gestanden hat, an der sich jetzt die homologe Papille von *Ascaris* befindet: dorsal von dem einfachen, seitlichen Kopfsinnesorgan.

Zur Stütze dieser Ansicht will ich mich nicht darauf berufen,

dass nach Türk (1903, p. 288) bei *Thoracostoma* und *Cylicolaimus* die seitliche Borste überhaupt nicht genau lateral, sondern unterhalb der Seitenlinie steht, als liesse sie für eine abwesende obere Gefährtin Raum, — und zwar deshalb nicht, weil De Man (1886, p. 12) bei *Enoplus* gerade umgekehrt eine dorsale Abweichung in der Stellung der Seitenborste beschrieben hat. Aber mir scheint, dass der ganze Situationsplan des Nervensystems und der Papillen den von mir ausgesprochenen Gedanken nahe legt.

Die Verbindungsweise des Seitenorgans mit dem Schlundringe ist im Grunde ja keine andere als die der Mundpapillen. Wie die Nervenfasern der letztern kurz vor dem Ring zu Ganglien anschwellen, um dann als dünne Stränge in die Fasermasse der Schlundcommissur einzumünden, so stehen auch die Nerven des Seitenorgans zunächst mit den bipolaren Zellen der Seitenganglien und dann durch die Lateroventralcommissur mit dem Schlundring in Zusammenhang. Es ist also wohl im Princip erlaubt, den Seitenorgannerven mit Kopfnerven und das Seitenganglion mit den gangliösen Anschwellungen der letztern direct zu vergleichen. Denken wir uns nun das „Seitenorgan" als obere laterale Papille in den Kreis der Kopfsinnesorgane eingerückt; ferner den zugehörigen mächtigen Nerven sammt seinem Ganglion — unter Reduction seiner Zellen- und Faserzahl — nach vorn gezogen, so dass das Seitenganglion vor den Schlundring und unmittelbar neben die gangliöse Anschwellung des lateralen Kopfnerven zu liegen kommt; endlich die lange Lateroventralcommissur ins Innere verlagert und verkürzt; — so erhielten wir eine 6strahlige Anordnung des gesammten vordern Nervensystems, die mit dem 6- oder 3strahligen Bau des Schlundes selbst aufs beste harmoniren würde. Es ständen um den Mund herum 6 Paare von Sinneswerkzeugen; jedes Paar von 2 qualitativ ungleichwerthigen Organen zusammengesetzt: denn auch die submedianen Doppelgebilde enthalten, wie ihre ungleiche Grösse und Form bei *Anthraconema* verräth und wie für diejenigen von *Ascaris* durch Goldschmidt's Untersuchung direct erwiesen wurde, je 2 Organe von etwas verschiedener Beschaffenheit. An die 6 gleichen Papillenpaare schlössen sich 6 gleichsinnig gelagerte Nervenstränge an, von denen jeder einen Gabelast an die Musculatur des Mundes entsendet und kurz vor seinem Eintritt in den Schlundring ein Ganglion bildet.

Nun denke ich mir, dass die 6strahlige Symmetrie durch die Delegirung der obern seitlichen Sinnesorgane für eine besondere, ver-

muthlich ausschliesslich chemoreceptorische Function gestört worden ist. Die betreffende Borste oder Papille trat rückwärts aus dem Ring heraus und verwandelte sich zum Seitenorgan. Ihre Nervenfasern wurden vermehrt, ihr Ganglion entsprechend vergrössert. Dadurch aber konnte zugleich eine Loslösung der ganzen Faser- und Zellengruppe vom Tractus des untern Nachbarorgans und die Verlagerung des „Seitenganglions" hinter den Schlundring bedingt worden sein. — Die Situation der Lateroventralcommissur ausserhalb der Muskelbänder bereitet freilich einer solchen Ableitung einige Schwierigkeit.

Bei parasitischen Nematoden, wie *Ascaris*, wäre dann im Zusammenhange mit der vereinfachten Lebensweise das Seitenorgan wieder zu einer Papille geworden, wie sie früher war, und wäre an ihre ursprüngliche Stelle im Kranz der Mundpapillen zurückgekehrt. Aber die auffallende, zu ihrer jetzigen Grösse und Bedeutung in keinem Verhältniss stehende Innervirung würde ihr als ein Erbtheil freilebender Vorfahren geblieben sein.

Leipzig, September 1903.

Literaturverzeichniss.

1863. Eberth, Untersuchungen über Nematoden, Leipzig.

1866. Schneider, Monographie der Nematoden, Berlin.

1866. Bastian, On the anatomy and physiology of Nematoids, parasitic and free, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London.

1870. Marion, Recherches zoologiques et anatomiques sur les nématodes non parasites, in: Ann. Sc. nat. (5), Zool., V. 13.

1873. Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden, in: Nova Acta Acad. Leop. Carol., V. 36.

1874 a. —, Beiträge zur Kenntniss des Nervensystems der Nematoden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 10.

1874 b. —, Zur Kenntniss der freilebenden Nematoden, insbesondere der des Kieler Hafens, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt.

1875. Villot, Recherches sur les helminthes libres ou parasites des côtes de la Brétagne, in: Arch. Zool. expér., V. 4.

1886. De Man, Anatomische Untersuchungen über freilebende Nordsee-nematoden, Leipzig.

1889. —, Espèces et genres nouveaux de nématodes libres de la mer du nord de la manche, in: Mém. Soc. zool. France, V. 1.

1892. Hesse, Ueber das Nervensystem von Ascaris megalocephala, in: Z. wiss. Zool., V. 54.

1894. Jägerskiöld, Beiträge zur Kenntniss der Nematoden, in: Zool. Jahrb., V. 7, Anat.

1896. Looss, Ueber den Bau des Oesophagus bei einigen Ascariden, in: Ctrbl. Bakt., V. 19.

1901. Jägerskiöld, Weitere Beiträge zur Kenntniss der Nematoden, in: Svensk. Vetensk. Akad. Handl., V. 35.

1903. Goldschmidt, Histologische Untersuchungen an Nematoden. I. Die Sinnesorgane von Ascaris lumbricoides L. und A. megalocephala Cloqu., in: Zool. Jahrb., V. 18, Anat.

1903. Garten, Beiträge zur Physiologie der marklosen Nerven. Nach Untersuchungen am Riechnerven des Hechtes, Jena.

1903. Türk, Ueber einige im Golf von Neapel freilebende Nematoden, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 17.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 15.

Fig. 1. Weibchen von *Anthraconema sagax*. Nach dem Leben. 48 : 1.

Fig. 2. Hinterleib eines Männchens von *A. weismanni*. Nach einem Sublimat-Boraxkarminpräparate. 145 : 1.

Vd Vas deferens. *Spc* Spicula. *vM* ventraler Muskel. *RM* Rückenmuskel. *oSm* oberer Seitenmuskel. *D* Darm. *SF* Seitenfeld. *Z* Körnige Zellen der Rumpfsinnesorgane.

Fig. 3. Vorderleib von *A. weismanni*, Profilansicht.

Fig. 4. Vorderleib von *A. weismanni*, Ventralansicht.

Fig. 5. Vorderleib von *A. sagax*, Pofilansicht.

Fig. 3—5 sind bei Zeiss' Apochromat 2 mm homogene Immers., Compensationsocular 2 nach dem Leben gezeichnet. Sie stellen jedoch combinirte Bilder dar und sind ausserdem in so fern schematisirt, als alle Theile etwas stärker conturirt wurden, als man sie im Leben im günstigsten Falle zu Gesicht bekommt. Die Leibesmuskeln und Längsfelder, bei Fig. 4 auch die Schlundmuskeln sind weggelassen. Für alle 3 Figuren gelten folgende Bezeichnungen:

SP Seitenpapille. (*SB* Seitenborste.) *vSmP* Ventrale Submedianpapille (*vSmB* Ventrale Submedianborste.) *SO* Seitenorgan. *F* Fortsätze der Kopfnerven an die Stachelmuskeln. *dSmPN* Dorsaler Submedianpapillennerv. *vSmPN* Ventraler Submedianpapillennerv. *SPN* Seitenpapillennerv. *SON* Seitenorgannerv. *G* Geleitzelle des seitlichen Kopfnerven. *R* Schlundring. *NoSm* Nerven an das obere, *NuSm* an das untere Seitenmuskelband. *LVK* Lateroventralcommissur. *BN* Bauchnerv. *DG* Dorsalganglion. *VG* Ventralganglion. *LG* Lateralganglion. *PVG* Postventralganglion. *PLG* Postlateralganglion. *Z* Zelle eines Sinnes-

organs. *St* Mundstachel. *Stm* Stachelmuskel. *B I* Erster Bulbus des Oesophagus. *B II* Zweiter Bulbus. *D* Darm. *H* Halsdrüse. *dOM I* und *vOM I* Dorsaler und ventraler vorderer Schlundmuskel. *dOM II* und *vOM II* Dorsaler und ventraler hinterer Schlundmuskel.

Tafel 16.

Fig. 6—9 stellen Querschnitte durch *A. weismanni* dar, nach Sublimatconservirung und Eisenhämatoxylinfärbung. Vergr. Zeiss' Apochromat 2 mm homog. Immers. Compensationsocular 4. Zum Theil combinirte Bilder. Bezeichnungen wie für Fig. 3—5 auf Tafel 15 angegeben.

Fig. 6. Schnitt durch die „Endkölbchen" der Kopfnerven.

Fig. 7. Schnitt in der Höhe des strahligen Innenkörpers der seitlichen Stützzellen (*SPN*).

e, e Geleitzellen der dorsalen submedianen Kopfnerven. *i, i* Geleitzellen der ventralen submedianen Kopfnerven. *h* Bindegewebszelle zwischen den letztern, *b, g* Bindegewebszellen.

Fig. 8.

QN Quernerv. *d* Flacher Kern in der Hülle des Schlundringes. *uSm, oSm* Unteres und oberes Seitenmuskelband. *NuSm, NoSm* deren Nerven. *NBm* Nerven der Bauchmuskelbänder. *WLVK* Wurzel der Lateroventralcommissur.

Fig. 9. *Rm* Rückenmuskelfeld.

Sml Submedianlinie. *SF* Seitenfeld. *MZ* Stützzelle des Seitenorgannerven. *a* Fortsätze der Ganglienzellen des Lateralganglions zum Seitenorgannerven. *b* Desgleichen zur Lateroventralcommissur. *c* Fortsatz der ventralen Ganglienzellen zur Lateroventralcommissur. *WBN* Wurzeln des Bauchnerven.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Ueber die Entwicklung der Velella aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve.

Erste Mittheilung über die Tiefenplankton-Fänge der Zoologischen Station in Villefranche s. m.

Von

Dr. **R. Woltereck** in Leipzig und Villefranche.

Hierzu Taf. 17—19 und 6 Abbildungen im Text.

A. Bemerkungen über die Villefrancher Untersuchungen.

Im Frühling 1902 sind Seitens des Laboratoire Russe de Zoologie Untersuchungen des Planktons der verschiedenen Zonen begonnen worden, die sich bisher bis 1100 m Tiefe erstrecken, sobald als möglich aber auch auf grössere Tiefen (— 2500 m) ausgedehnt werden sollen. Die Arbeiten wurden von mir im Frühjahr 1902 und 1903 im Auftrage der Station ausgeführt, indessen erhielt ich auch Fänge aus den übrigen Jahreszeiten durch Dr. Gariaéff, dessen Unterstützung ich mich auch in Villefranche stets zu erfreuen hatte.

Unser erstes Ziel, das bereits zum grossen Theil erreicht wurde, ist, aus allen Halbmonaten des Jahres Plankton der verschiedenen Schichten (zunächst: Oberfläche, 100 m-Stufe, 500 m-Stufe, 1000 m-Stufe) zu erhalten, und zwar in mehreren auf einander folgenden Jahren.

Auf Grund dieses Materials, das zum weitaus grössten Theil noch der Sichtung und Bearbeitung durch die Specialisten harrt, wird es möglich sein, einen umfassendern Einblick in die Verhältnisse des Auftretens und Verdrängtwerdens, der Reifezeiten, der verticalen

Verschiebungen etc. etc. der Planktonten, kurz in den Lebenskreislauf, wie er sich in einem bestimmten Meeresabschnitt während der 12 Monate abspielt, zu gewinnen.[1]) Von vorn herein schien mir dafür der ligurische Golf wegen der Küstennähe beträchtlicher Tiefen, des relativen Mangels störender Strömungen und durch seinen besondern Planktonreichthum ausnehmend gut geeignet.

In zweiter Linie können wir so zur Erforschung der mediterranen Tiefseefauna beitragen, deren Reichthum an pelagischen Organismen — durch die Untersuchungen Chun's und neuerdings durch die gross angelegten, leider so früh unterbrochenen Forschungen Krupp's und Lo Bianco's — erst begonnen hat bekannt zu werden. Einstweilen allerdings in bescheidenem Maass, da wir noch genöthigt sind, die Netze mit der Handwinde zu heben. In Folge dessen ist die Steiggeschwindigkeit derselben eine ziemlich geringe, so dass man sich eigentlich wundert, mit jedem tiefern Zug auch relativ viel Tiefseefische (*Cyclothone microdon* G., *C. signata* G.)[2]) und selbst grosse Tiefenkruster, wie den schönen *Sergestes magnificus* Ch., zu erhalten. Aus diesem Grunde ist es nicht nur einstweilen unthunlich, erheblich über die 1000 m-Stufe hinab zu gehen, sondern wir mussten auch die Benutzung des schweren Schliessnetzes in zweite Linie stellen, weil dasselbe bei der Langsamkeit der Bewegung fast nur die kleinsten Schweborganismen heraufbringt (unter denen in ca. 900—1100 m Tiefe besonders der Reichthum an Challengeriden auffällt). Es werden daher bisher vorzugsweise Stufenfänge mit dem offenen Verticalnetz gemacht.

Diese haben aber bereits ein so reiches Material für morphologische und ontogenetische Studien ergeben, dass es sich verlohnt, zunächst den hier gebotenen Stoff in Angriff zu nehmen. Näher ins Auge gefasst konnten bisher nur 3 Gruppen werden, nämlich die Trochophoren,[3]) die Phronimiden[4]) und die Siphonophorenlarven.

1) In dieser Richtung liegen bisher die Neapler Mittheilungen Lo Bianco's (1888, 1899), besonders über das Auftreten der Geschlechtsproducte und Larven im Auftrieb, sowie die Jahrestabellen von Cori u. Steuer (in: Zool. Anz. 1901, 1903) über das Oberflächenplankton von Triest vor.

2) Nach freundlicher Bestimmung durch Prof. Brauer. Nach Lo Bianco (in: Mitth. zool. Stat. Neapel 1902) bei Capri erst unterhalb 1000—1500 m (*C. microdon*), während ich bei V. die *C.* schon unterhalb 600 m regelmässig antraf. — In gleicher Tiefe fanden sich (zum 1. Mal im Mittelmeer) Tiefseemedusen (*Periphylla sp.*).

3) Es fand sich u. a. eine neue *Polygordius*-Larve sowie verschiedene Mitrarien, darunter die von Häcker (in: Plankton-Exped.) als Hochseeform

B. Auftreten und Herkunft der *Velella*-Schwärme.

Wenn ich unsere Mittheilungen gerade mit der Entwicklung von *Velella* beginnen möchte, so liegt darin eine Anerkennung des Umstandes: im Engern, dass der unsern Fängen dienende, elegante Stationskutter ihren Namen trägt, im Weitern, dass diese schöne Siphonophore als die ausgesprochenste Charakterform der Côte d'azur angesehen werden kann, wie schon Vogt, Leuckart u. A. betont haben. Auch den Fischern ist die „Velette" wohl das bekannteste der nicht nützlichen Seethiere, wenn auch ein wenig beliebtes, was man Angesichts der Wälle von verwesenden Velellen, die von den an die Küste getriebenen [1]) Schwärmen zeugen, leicht versteht.

Diese Anhäufungen illustriren am besten die schwer vorstellbare Massenhaftigkeit ihres Auftretens, die den oceanischen Schwärmen, so weit ich nach dem subtropischen und tropischen Atlantic beurtheilen kann, kaum etwas nachgiebt.

Woher kommen diese Schwärme? Bekanntlich hat man auch in dem so gut durchforschten Mittelmeer noch nie die planktonischen

des Atlantik beschriebene *M. skifera* und eine neue Art, die intensiv roth gefärbt ist (mit gelben Keulenstacheln) und wegen ihres Vorkommens in einem Tiefenfang, ihrer Seltenheit und ihrer Färbung vielleicht als echte Tiefseeform angesprochen werden muss.

4) Neben *Phr. atlantica* ist die von Vosseler (in: Zool. Anz., V. 23; gegen Chun u. A.) für das Mittelmeer bezweifelte grosse *Phr. sedentaria* häufig. In Uebereinstimmung mit Chun's Beobachtungen fiel die Häufigkeit unreifer ♂♂ (und ♀♀) in der Tiefe auf; ferner constatirte ich die charakteristische Thatsache, dass die Brut beim Verlassen der mütterlichen Tonne stark negativ phototaktisch sich zeigt, während die aus tiefern Schichten geholten Geschlechtsthiere (in weniger auffallendem Maasse) dem Lichte zustrebten.

1) Diese Wälle — nicht selten über $^1/_2$ m breit und hoch und 1 Kilometer lang — werden von der Brandung zusammengehäuft, nachdem Wind und Strom die Schwärme in die Buchten und an den Strand getrieben haben. Die Strömungen spielen dabei eine grössere Rolle, als man denkt. Ich konnte einmal (1902) an einem ruhigen Tage von der Höhe des Mont Alban bei Villefranche die Annäherung eines grossen Schwarmes beobachten. Mir fiel eine compacte Masse von dunkler Färbung auf, die sich vom Horizont her als langer hin und her gebogener Streif der Küste näherte — einer jener hellen Bahnen folgend, die man oft von erhöhtem Standpunkt auf dem ruhigen Meere bemerken kann. Erst später wurde ich über die Natur des Phänomens aufgeklärt, denn Abends war die Bucht von Villefranche mit Velellen übersät.

Entwicklungsstadien der *Velella* gefunden, auch die in Unzahl von jedem Floss abgestossenen Chrysomitren findet man niemals geschlechtsreif. (Mit je einer Ausnahme werden wir uns später beschäftigen.) Es kann daher nicht Wunder nehmen, wenn die Ansicht geäussert wird, die Velellen seien nicht mediterraner, sondern altlantischer Herkunft und wie *Porpita* und die sehr selten auftretende *Physalia*[1]) durch die Gibraltar-Enge herein getrieben. In dieser Vermuthung kann man bestärkt werden, wenn man bedenkt, dass die Thiere im Mittelmeer während der unruhigsten Monate gefunden werden — für *Velella* und Neapel giebt Lo Bianco April (Villefranche: Februar) bis Juni und October bis December an —, trotzdem sie durch ihre Lebensweise[2]) dringend auf ruhige See angewiesen und deshalb auch vorzugsweise in den Passatregionen der Oceane zu Hause sind.

Trotz ihrer unverständlichen Vorliebe für die Aequinoctien müssen wir aber die Velellen als im Mittelmeer heimisch betrachten, vielleicht als heimisch geworden und noch an den — unbekannten — atlantischen Gesetzen im Auftreten der Generationen festhaltend.

Zunächst ist es nicht einmal möglich, diese Gesetze für das Mittelmeer sicher zu stellen. Wenn wir die auf langjähriger Erfahrung beruhenden Angaben Lo Bianco's als Grundlage nehmen, so ergeben sich zwei 3 monatliche Schwärmzeiten mit zwei ebenfalls 3 monatlichen Pausen dazwischen im Sommer und Winter. Während dieser Ruhezeiten können wir uns die Schwärme durch unreif bleibende Chrysomitren oder vielleicht besser — Angesichts der rudimentären Manubrien — durch Dauerstadien der Entwicklung repräsentirt

1) Für *Physalia* mag diese Vermuthung zutreffen.

2) Bei *Velella* ist wie bei allen echten Meeresspiegelbewohnern (z. B. auch *Glaucus* und *Halobates*, der durchaus nicht tauchen kann und übrigens ebenfalls, wie ich in West-Afrika sah, gelegentlich zu Millionen auf den Strand geworfen wird) die Lebensdauer einer Generation sehr begrenzt. Das nächste nach ihrem Auftauchen aus dem Wasser einsetzende schlechte Wetter muss sie auch auf offenem Meer vernichten, sobald sich überschlagende Wellen entstehen und die *Velella*-Flösse zum Kentern bringen. Man kann sich leicht überzeugen, dass eine einmal unter Wasser gerathene V. nicht wieder in ihre natürliche Lage zurückkehren kann. Daher die Mengen von bis auf die Luftflasche verwesenden Velellen und Porpiten, denen nach schlechtem Wetter das Schiff oft noch Tage lang begegnet. Diese Kurzlebigkeit erklärt auch die Quantität der von jedem Floss gelösten Geschlechtsmedusen und das Auftreten in so riesigen Schwärmen (cf. Eintagsfliegen).

denken. Während jeder Schwärmzeit dürften mehrere Generationen anzunehmen sein; allerdings sind meine Daten für die Generationsdauer noch mehrdeutig und lückenhaft.

1903 konnte in Villefranche constatirt werden: Ende Januar im Auftrieb einzelne der noch zu beschreibenden „Conarien" und Uebergangsstadien zur Rataria. Ende Februar: ein Velellenschwarm, dessen Leichen bis Mitte März an der Oberfläche trieben. Im Auftrieb Chrysomitren. Anfang März: Conarien und junge Ratarien, an Zahl bis Mitte d. M. zunehmend, die meisten in Tiefenfängen, einige im Auftrieb. Ende März: auf dem Meer eine ungeheure Menge jüngster und junger Ratarien, zwischen denen dann mehr und mehr grössere Velellen auftraten, bis auch dieser Schwarm Anfang Mai an der Küste zu Grunde ging.

Natürlich lässt sich danach noch durchaus nicht entscheiden, ob wir es, wie es immerhin den Anschein hat, mit 2 Generationen zu thun haben, deren erste im Januar als Larven, im Februar als Colonien auftrat, während die von ihren Geschlechtsmedusen erzeugte zweite Generation in den Larven von Anfang März und dem jungen Schwarm vom Ende dieses Monats zu suchen wäre.

C. Die Larven und der Entwicklungskreis der *Velella*.

Nur einmal sind bisher geschlechtsreife Chrysomitren beobachtet worden, und zwar in der Strasse von Messina, deren Auftrieb vermöge der Strömungsverhältnisse dadurch ausgezeichnet ist, dass in ihm auffallend viel Tiefseeformen (z. B. Radiolarien, Cephalopoden) gefunden werden. Metschnikoff (in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 6) beobachtete in den rudimentären Manubrien derselben entweder Sperma, oder es war nur eine Gonade entwickelt und enthielt ein einziges grosses Ei mit purpurrothem Dotter.

Das nächste[1]) bekannte Stadium ist die durch Chun (in: Verh. D. zool. Ges., 7. Vers., Kiel) von den Canaren beschriebene einkammerige Rataria mit offenem Primärporus, an der ein „rundlicher Sack von rothbrauner Färbung" auffällt, der „central unter einer kegelförmigen Erhebung des Bodens der Pneumatophore" liegt.

Dieses Pigment ist das einzige, was uns bei den jetzt im Tiefenplankton gefundenen Larven, die in ihrer Mitte einen intensiv roth

1) Dazwischen würde eine von Bedot (in: Rev. Suisse Zool. V. 2) beschriebene Larve — die 2. erwähnte „Ausnahme" — rangiren, wenn es sich wirklich um eine *Velella*-Larve handelte, was unten besprochen werden soll.

gefärbten Zapfen oder Kegel tragen, auf die Zusammengehörigkeit mit *Velella* hinweisen könnte. Im übrigen ist ihre Organisation so eigenartig, dass mir ihre Natur erst klar wurde, als ich im März 1903 die nöthige Reihe von Uebergangsstadien zur Rataria erhielt. Schon früher waren mir (1902) 2 oder 3 solcher Larven aufgefallen, aber unverständlich geblieben. In Villefranche waren bereits, wie eben erwähnt, im Januar 1903 einzelne solche Larven nebst Uebergangsformen durch Dr. Neresheimer [1]) gefunden und erkannt worden, und zwar im Oberflächenplankton; auch im März wiederholten sich solche Einzelfunde, während gleichzeitig Tiefenfänge aus 600, 800 und 1000 m eine grössere Anzahl Conarien zu Tage förderten.

Da diese Fänge jedoch mit offenen Netzen erzielt wurden, handelt es sich nur um eine Wahrscheinlichkeit, wenn wir als eigentliche Heimath der *Velella*-Larven die Tiefsee betrachten, eine Wahrscheinlichkeit allerdings, die noch durch verschiedene Gründe gestützt wird. Da ist zunächst der Umstand, dass diese grossen und auffallenden Larven, die doch in ungeheuren Massen vorhanden sein müssen, in dem so lange, so oft und so vieler Orts untersuchten Mittelmeerplankton bisher unbekannt geblieben sind. Ferner, dass die wohlbekannten Chrysomitren, die jeder Schwarm in unermesslichen Wolken producirt, immer aus dem Oberflächenplankton verschwinden, ehe sie geschlechtsreif werden, wobei die Ausnahme von Messina [2]) gerade die Regel bestätigt. (Sodann könnte man, wenn wir die Bedeutung des so vielen Tiefseebewohnern zukommenden rothen Pigments [3]) kennten, auch dieses, das in der blauen Rataria sogleich verschwindet, als Tiefseekriterium verwenden.) Endlich sprechen, wie wir sehen werden, gewisse Züge der Organisation unverkennbar für diese Annahme.

Wir müssen aber noch weiter gehen. Die Ueberlegung, dass

1) Ich möchte auch bei dieser Gelegenheit Herrn Dr. Neresheimer für die freundliche Ueberlassung mehrerer von ihm conservirter Larven meinen besten Dank aussprechen.

2) Auch bei Nizza werden übrigens auffallend viel Tiefenformen ohne Tiefseenetze erbeutet, wie Jedem klar wird, der die Vorräthe der frères Gal an (auf dem Fischmarkt erworbenen) Scopeliden, *Argyropelecus*, *Abralia*, *Loligopsis* etc. etc. durchmustert. Auch hier kann demnach vielleicht ein Aufströmen von Tiefenwasser an der Küste angenommen werden.

3) Auch bei unsern Fängen war das Vorwiegen der roth gefärbten Copepoden, Sagitten etc. in der Tiefe so auffallend, dass man einem frischen Fange mit blossem Auge ansehen konnte, ob er aus grössern Tiefen kam oder nicht.

auch die zahlreichen Tiefenfänge keine geschlechtsreife Chrysomitra, sowie kein Furchungsstadium und keine Planula erbeuteten, dass ferner, obwohl bald darauf Millionen jüngster Ratarien an der Oberfläche auftraten, doch nicht Hunderte, sondern nur einige Dutzend jüngere Larven durch diese Fänge erhalten wurden, spricht dafür, dass wir mit unsern Netzen die eigentliche Heimath derselben noch nicht erreicht haben. Ja es scheint, dass vor Allem die „Brutstätte" der *Velella* in den abyssischen Tiefen des Mittelmeeres zu suchen ist.

Demnach würden wir uns zu denken haben, dass die — zur Eigenernährung unfähigen Chrysomitren, alsbald nachdem sie in gewaltigen Wolken von einem Schwarm losgelöst sind, in die grösst erreichbare Tiefe herabsinken [1]), um hier (oder unterwegs) geschlechtsreif zu werden und jene grossen, rothgefärbten Eier zur Entwicklung zu bringen.

Dieses Aufsuchen grosser Tiefen dürfte zwei vortheilhafte Seiten haben. Der Nachtheil des Nahrungsmangels fällt für diese Medusen, welche so wie so von der mitgebrachten Substanz zehren, fort, ebenso für das einzige Ei der ♀♀, das wiederum von der Chrysomitra alle Stoffe erhält, um bis zum Durchbruch der Mundöffnung an der zur Conaria umgebildeten Planula damit auszukommen. Unter diesen Umständen liegt der Vortheil, den die ruhige, an Feinden relativ arme Tiefsee für die massenhafte Nachkommen- bezw. Vorläuferschaft eines Velellenschwarms bietet, auf der Hand.

Da wir ferner (vgl. unten) annehmen müssen, dass von der Brutstätte aus die Larven einfach passiv, durch die Bildung specifisch

1) Es wird ein Augenmerk darauf zu richten sein, ob bei den Geschlechtsmedusen eine negative Phototaxis nachzuweisen ist, wie ich sie oben als Veranlassung der Tiefenwanderung junger Phronimiden erwähnte. Vor allem aber würde positive Barotaxis in Betracht kommen. Die (bisher auf diesen Punkt nicht gerichtete) Beobachtung gefangener Velellen zeigt nur ein schnelles Zubodensinken der gelösten Chr., das zunächst passiv zu sein schien.

Ebenso soll in diesem Jahre noch auf einen andern Punkt besonders geachtet werden. Bekanntlich besitzen die Velellen zahlreiche gelbe und bräunliche Zoochlorellen, von denen eine (sehr inconstante) Quantität den Geschlechtsmedusen mitgegeben wird. Für diese wären die Algen als assimilirende Symbionten nur dann von Werth, wenn erstere sich — vor der Geschlechtsreife — längere Zeit in belichteten Zonen aufhielten. Da nun die „gelben Zellen" in den bisher untersuchten Chr. meist kernlos erscheinen und oft ihre Inhaltskörner und -kugeln im Entoderm der Meduse zerstreut sind, so liegt es nahe, sie weniger als active Ernährer, als vielmehr als mitgegebene Nährsubstanz aufzufassen.

leichter Stoffe, gerade aufsteigen, ergiebt sich daraus ein zweiter wesentlicher Vortheil. Ein *Velella*-Schwarm hat nur dann Aussicht, überhaupt zur Neubildung von Geschlechtsmedusen zu gelangen, wenn die Ratarien auf hoher See aus dem Plankton auftauchen — und die finden sie über den grossen Tiefen.

Man thut vielleicht gut daran, diese Betrachtung in den Vordergrund zu stellen und zu sagen: damit jeder neuen Velellengeneration das Auftauchen auf hoher See, wo allein sie ihre Existenzmöglichkeit findet, thunlichst garantirt wird, musste ihre Entstehung in jene Schichten verlegt werden, über denen sich im Allgemeinen die küstenfernsten Meeresflächen befinden. In der That sieht man zur Erreichung dieses nothwendigen Ziels keinen andern Weg: gerade auf die hohe See würde kein Tropismus, keine Eigenbewegung von überallher die Nachkommenschaft auch in Landnähe verschlagener Schwärme zurückführen können, wie dieser eigenthümliche Umweg über die Tiefsee es thut. Eine secundäre Anpassung an diesen Umweg wäre dann, dass die Chrysomitra von der Muttercolonie Nahrung genug mitbekommt, um jene Schichten aus eignem Vermögen zu erreichen, ferner, dass sie ihrerseits nur ein Ei mit genügend Dotter ausrüstet, damit die Larve sich entwickeln und aufsteigen kann, bis die Eigenernährung [1]) wieder einsetzt.

So gelangen die jungen Ratarien also schliesslich an den Ort ihrer Bestimmung, den Wasserspiegel der offenen See, wo sie den Verschluss ihrer „Luftflasche" sprengen (s. S. 370), Luft einpumpen und so zu ihrer bekannten Stellung aufzutauchen vermögen. Mit dem Ueberwachsen des Saugporus durch das Segel, der Bildung von Secundärporen [2]) (diese Vorgänge sind durch Chun bereits bekannt geworden)

1) Wir hätten demnach in diesen Verhältnissen ein Beispiel vor uns, wie ein Thier temporärer Bewohner der Tiefsee werden kann, ohne an ihre Ernährungsweise (entweder Detritusfresser, oder Fleischfresser mit Leucht-, Fang- und Spürorganen) angepasst zu sein.

2) Doch treten diese nicht, wie Ch. meint, zur primären Luftflasche (über welcher sie angelegt werden), sondern zur ersten Ringkammer in Beziehung, die sich dadurch von den spätern Ringkammern unterscheidet, dass sie die Centralflasche zunächst bis hoch hinauf umscheidet, während letztere nur um den untern Rand angelegt werden.

Die neueste Publication über unsern Gegenstand (Schneider, in: Zool. Anz., 1898, No. 558) kommt zu ganz unhaltbaren Vorstellungen, die durch das unzureichende Material (eine „nicht ganz tadellos erhaltene" Schnittreihe durch eine Larve, deren erste Ringkammer bereits fertig war, ferner ältere Ratarien mit 8 Ringkammern) zu erklären sind. Indem der

und Ringkammern etc. wird der definitive Zustand, zu dem noch die bekannte Schiefstellung des Segels fehlt, allmählich erreicht, worauf endlich die erneute Abgabe von Geschlechtsmedusen in die Tiefe den Kreislauf schliesst.

D. Der Bau der Conaria.

a) Die lebende Larve.

(Tafel 17.)

Sie stellt eine zweischichtige durchsichtige Hohlkugel von circa 1 mm Durchmesser[1]) dar, die auf jungen Stadien vollkuglig, selbst polar abgeplattet erscheint, während auf ältern Stadien die interpolare (senkrechte) Axe die äquatoriale an Länge übertrifft. Der obere Pol wird durch eine kreisförmige Verdichtung und Verdickung beider Schichten gebildet, in deren Mitte durch einen hellen Kreis eine Oeffnung vorgetäuscht wird, während es sich in Wirklichkeit nur um eine centrale Eindellung des Entoderms von innen, des Ektoderms von aussen her handelt. Dieselbe bricht erst beträchtlich später, während der Ausbildung der Pneumatophoren-Kuppel (S. 368) zur Mundöffnung des „Primärpolypen", durch.

Den untern Pol bildet eine stärkere, scheibenförmige Verdickung, in deren Mitte eine deutliche, kreisrunde Oeffnung auffällt und die bei den ältern Larven von stummelförmigen Tentakeln (2, 4, 8) umstellt ist, während jüngere Larven gar keine Tentakel zeigen. Ein noch jüngeres Stadium zeigte wiederum 2 abweichende

Autor den Angaben CHUN's entschieden widerspricht, glaubt er den Primärporus neben dem Kamm zu sehen (in Wirklichkeit einer der Secundärporen, da der centrale Primärporus auf diesem Stadium längst überwachsen ist). Damit hängt seine Auffassung des Kammes als eines primären seitlichen Deckstücks zusammen. Ferner soll der Primärporus „der chitinigen Auskleidung entbehren und keine Ausmündung der chitinigen Luftflasche darstellen" (cf. Fig. 17 u. 18!). Ferner „muss" S. „ganz besonders die Ausbildung zweier Ersatzporen bestreiten" (deren einer ihm in dem geschilderten Primärporus vorlag, während er den zweiten als späterhin mit der ersten Ringkammer communicirend ebenfalls selbst beschreibt). Weiterhin lässt er jene „von CHUN [über der ungekammerten Flasche] erwähnten Verdickungen des Luftschirms mit der 8. [!] Ringkammer in Verbindung treten." Schwer verständlich ist die scharfe Art, mit welcher der Verfasser diese Angaben den eindeutigen Resultaten, die sein Vorgänger an wesentlich jüngern Stadien gewann, entgegen stellt.

1) Die Grösse gleich alter Stadien schwankt in auffallend hohem Maasse, bis 3 : 1 etwa.

(provisorische) Tentakel (cf. unten). Diese Scheibe ragt entweder über die Kugelfläche heraus oder ist in dieselbe eingezogen, — wie es scheint, nach „Willkür" der Larve. Auf ihr erhebt sich im Innern der Hohlkugel eben jener centrale Zapfen oder Kegel (Conus) von intensiv rother Farbe, der als besonders charakteristisch bereits erwähnt wurde. Er wächst zunächst bis weit über das Centrum der Kugel hinaus unter gleichzeitiger Verschmälerung, später wird er wieder kürzer und kürzer, verschwindet aber erst ganz bei lufthaltigen Ratarien (vgl. Fig.16—18). Er scheint sich aus einer Masse verschieden grosser rother Körner und Kugeln zusammenzusetzen, von seiner Dreischichtung ist am lebenden Thier nichts zu erkennen, kaum dass der innere Hohlraum zu erkennen ist. Der Conus wurzelt mit seiner verjüngten Basis (Fig. 1) in der untern Scheibe, man sieht, wie die Basis von den hier sehr hohen, nach dem Aequator schnell abgeflachten Zellen der innern Blasenwand eingefasst wird.

Die zweischichtige Blasenwand selbst wird von grossen, polyedrischen Zellen (mit auffallend scharfen Zellgrenzen im Entoderm) gebildet, die nach dem obern Pol zu kleiner werden, während sie nach dem untern Pol zu zwar auch an Fläche verlieren, aber etwa von der Mitte zwischen Aequator und Pol an um so mehr an Höhe zunehmen. In den polyedrischen Zellen fallen einzelne stark glänzende Kugeln auf, von denen man nicht ohne schärfere Vergrösserung sagen kann, ob sie Nesselkapseln oder Fettropfen sind. (Die Präparate zeigen, dass einzelne Larven in jeder Entodermzelle derartige Tropfen oder Kugeln enthalten.) Bei ältern Larven findet man in diesen Zellen auch oft Punkte von der Farbe des Conus, wobei es sich in der That um aus diesem ausgetretene Oeltröpfchen handelt (Fig. 2).

Eine äussere Bewimperung scheint die Conaria (die jüngsten Stadien wurden darauf hin lebend nicht untersucht) nicht zu besitzen, sicherlich fehlt eine solche, die irgendwie für die Bewegung in Frage käme, es könnte sich höchstens um so feine (Sinnes-)Härchen handeln, dass sie selbst bei bester Fixirung mit Hermann'scher Lösung nicht erhalten bleiben. Auffällig ist, dass das Ektoderm bei jungen Stadien die glatt conturirte Stützmembran mit unregelmässig zackigem Contur umgiebt, wie ein zu weiter Mantel (Fig. 1), während bei ältern Stadien das Ektoderm als ganz dünne, gleichmässige Schicht der Stützmembran anliegt.

Schon auf sehr jungen Stadien finden sich im Ektoderm ausgebildete, z. Th. auch entleerte Nesselkapseln, die nach dem untern

Pol an Zahl zunehmen und besonders häufig in dem verdickten Ektoderm der Scheibe um deren Oeffnung sich finden.

Die Conarien zeigen ausser geringen Gestaltänderungen und Einziehung oder Ausstülpung der Scheibe keine Eigenbewegung, sondern schweben ruhig im Wasser, durch den Gehalt an fettartigen Substanzen im Conus (und stellenweise in der Leibeswand) getragen und, wie es scheint, in steter langsamer Steigung begriffen.

Bei dem Fehlen einer Nahrungszufuhr ist merkwürdig, dass diese Substanzen bis zur Ausbildung der Pneumatophore stark vermehrt werden, was in der Grössenzunahme des Conus (und der Fettansammlung im Epithel) zum Ausdruck kommt. Erst später wird die gesammte Fettmenge resorbirt, die letzten Oeltropfen verschwinden erst (mit dem Conus) bei der bereits aufgetauchten Rataria. Dieses Verhalten weist darauf hin, dass jene Substanzen neben ihrer Bedeutung als Nährstoffe noch eine Function haben müssen, die ihre Vermehrung — auf Kosten der Plasmasubstanz — während des larvalen Lebens erfordert, worin ein weiteres Indicium für das Aufsteigen aus tiefern Schichten gefunden werden kann.

b) Der feinere Bau des (Planula-)Primärzoids.[1])

Wenn wir auf Schnitten und Flachpräparaten die Gewebe des zum Primärzoid sich umbildenden Haupttheils der Planula prüfen, so klärt sich diese Fettvermehrung ohne Ernährung einigermaassen auf. Wir sehen nämlich das Plasma sämmtlicher Zellen mit Ausnahme der untern Scheibe in einer Art Verhungerungszustand, der um so mehr auffällt, je grösser der Conus der Larve ist.

Weniger tritt das bei den gewöhnlichen Epithelzellen zu Tage, obwohl diese so extrem dünn sind, wie es in einer Körperwandung sonst wohl nur Echinodermen-Larven und gewisse Trochophoren (*Polygordius*; auch Pilidium) zeigen, deren larvale Gewebe wegen ihrer Vergänglichkeit auf das geringste Substanzquantum beschränkt sind. Im Gegensatz zu diesen Epithelien mit ihren scheibenartigen und verzweigten Kernen behalten im vorliegenden Fall die Kerne ihre normale Form und bilden deshalb buckelartige Vorragungen in den blattförmigen Zellen.

1) Aus später zu besprechenden Gründen möchte ich das sackförmige Individuum, das durch directe Umbildung der Planula (Durchbrechen der Mundöffnung) entsteht, mit dem indifferenten Namen „Primärzoid“ bezeichnen. Dasselbe geht bei der Rataria unmittelbar in die als Centralpolyp oder Primärpolyp bekannte Bildung über.

Sobald aber die Zellen (besonders des Entoderms) einen gewissen Dickengrad brauchen, oben, um die Mundöffnung vorzubereiten, in viel höherm Maasse unten, um den frei stehenden Conus zu stützen, tritt die Plasmaarmuth noch schärfer zu Tage, indem den Zellsaft nur ein lockeres Gespinnst feinster Plasmafäden durchsetzt (Fig. 3). Die Zellen, bei denen die Verdickung gerade beginnt, sehen auf Flachpräparaten so aus, als ob die dünne Wandscheibe innen mit Spinngewebe überzogen wäre (Fig. 6).

Auf Schnitten sieht man, wie jene die Kegelbasis umgebenden hohen Stützzellen in die obere (äussere) Schicht des Conus selbst übergehen. Diese zeigt (in genauer Uebereinstimmung mit den beiden untern Zellenschichten des Kegels) cubische grosse Zellen, in welchen bei minimalem Plasmaaufwand Raum zur Aufnahme der rothen Oelkugeln geschaffen ist. Jede Zelle enthält einen grössern und mehrere kleine derartige Hohlräume.[1])

Eine weitere Art der Differenzirung zeigen die Entodermzellen des Primärzoids endlich am obern Pol, wo sie in prismatische Wimperzellen und drüsige Zellen zerfallen, beide Arten merkwürdiger Weise von ähnlich locker wabigem Bau wie das übrige Gewebe. Sobald später die Nahrungsaufnahme beginnt, werden zunächst diese Zellen compact und fest und bilden sich alsbald zu einem hohen, drüsigen Mundwulst um.

Weniger Verschiedenheiten zeigen die ebenfalls dünnen und lockern Ektodermzellen, bei denen ausser der Anschwellung am obern Pol besonders auffällt, wie sie am aboralen Pol im Umkreis der Scheibe unvermittelt in das dichte, embryonale Gewebe übergehen.

Als besondere Elemente dieser Schicht sind erstens vereinzelte Zellen mit sehr langen verästelten Ausläufern (meist tripolar) zu nennen, die den Stützlamellen von aussen anliegen und wohl als das Nervensystem unserer Larve betrachtet werden dürfen (Fig. 7), ferner solche kurz verästelte Zellen, welche körnige Massen enthalten (gleiche Fig.) und an die eigenthümlichen „ambulanten Drüsenzellen" erinnern, die ich im Trochophora-Epithel (*Polygordius*) nachgewiesen habe. Mit diesem hat das Conaria-Epithel in verschiedener Hinsicht histologische Aehnlichkeit (cf. „Trochoph.-Stud. I" 1902).

1) Bei meinen mit dem Hermann'schen Osmium-Gemisch behandelten Larven sind die rothen Kugeln entweder als intensiv geschwärzte und bröckelnde Massen erhalten (Fig. 16, 18), oder aber (im Alkohol) ganz aufgelöst, ohne dass ich leider nachträglich die Ursache angeben kann.

Eine sehr feine Stützlamelle, die aber unstreitig tectonisch den Haupttheil der Leibeswand ausmacht, trennt deren beide Schichten. Auf mit Eisenhämatoxylin behandelten Flachpräparaten sieht man sie belegt mit feinsten Längsmuskelfasern, die parallel in den Meridianen der Larve verlaufen und sehr dicht angeordnet sind. Bei der grossen Zartheit dieser Elemente sowohl als der Lamelle selbst lässt sich sehr schwer nachweisen, dass sie, wie es scheint, an der ektodermalen Fläche der letztern verlaufen. Sie werden von sehr viel spärlichern Querfasern rechtwinklig und schräg überkreuzt. Dieses Muskelsystem erklärt einerseits die Formänderungen der Larve, andrerseits die auf spätern Stadien der Conaria stellenweise beobachtete starke Contraction der Blase, die bis zur engen Umschliessung des Conus gehen kann, endlich die sehr weit gehende Verkleinerung, die das Primärzoid stets bei der Rataria erfährt.

c) Der feinere Bau der jungen Medusenknospe = Pneumatophore + Conus.

Das grösste Interesse an der Conaria erforderte morphologisch die am aboralen Pol entstehende Pneumatophore, liess sich doch hoffen, über den wichtigsten und strittigsten Theil des Siphonophorenstocks Neues zu erfahren, der bei keiner andern Gruppe eine so hohe Ausbildung und beherrschende Stellung erreicht wie bei den Chondrophoren, — zumal gerade für diese Gruppe bisher Daten über die Anlage der Luftflasche noch nicht vorlagen.[1])

1) Während für die Haplophysen und Calycophoren von Metschnikoff und Chun bekanntlich der Nachweis der Entstehung aus einem ektodermalen Glockenkern geführt wurde.

Die jüngste bisher bekannte *Velella*-Larve (Chun, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. 1897) zeigt dagegen bereits eine ganz mit „Chitin“ ausgekleidete Pneumatophore.

Andrerseits ist die in der Literatur oft citirte „jüngste *Velella*-Larve“ Bedot's (in: Rev. Suisse Zool. 1894) nichts weiter als ein losgerissenes junges Blastostyl (Gonozoid), das den gerade um die *Velella*-Histologie verdienten Forscher dadurch irre führte, dass es eine Luftblase enthielt und nur eine oder zwei Knospen aufwies, so dass die Vorstellung einer Luftflasche mit Primärpolyp und Primärtentakel erweckt werden konnte. Ich versuchte die beistehende Abbildung zunächst durch Umdrehung auf die Conaria zurückzuführen (also: „Luftflasche“ = Primärpolyp, „Polyp“ = Pneumatophoren-Meduse), aber auch das scheitert an dem verdickten Entoderm des durchbohrten Stieles. Endlich löste ein zufälliger Befund das Räthsel, an der Oberfläche eines Glases mit jungen Velellen in Formol fanden sich zahlreiche identische Gebilde, also junge Secundärpolypen, die eine Luftblase aufgenommen hatten.

Es wurde bereits erwähnt, dass das lockere und dünnwandige Ektoderm der Planula am Rande der scheibenförmigen Pneumatophorenanlage plötzlich in deren festeres und höheres Gewebe übergeht. Dasselbe nimmt nach dem untern Pol zu schnell an Mächtig-

---

Dieses Blastostyl hat einiges Unheil gestiftet. Der Autor selbst sah in ihm einen Beleg gegen die allgemeine Auffassung der Pneumatophore als Ektodermeinstülpung und schloss ausserdem aus dem abgerissenen Stiel auf ein Mutterthier als räthselhafte Zwischengeneration. Chun andrerseits glaubte die Bedot'sche Larve wenigstens in so fern nicht vernachlässigen zu können, als es dadurch möglich scheine, die von ihm für Calycophoren und Haplophysen nachgewiesene Gemeinsamkeit der bilateralen Larve: — Primärpolyp mit primärer (Schwimmglocken- oder Luftflaschen-)Meduse und Primärtentakel — auch auf die Chondrophoren (gegen Häckel's radiäre Disconula) auszudehnen. Schneider (in: Zool. Jahrb., 1896)

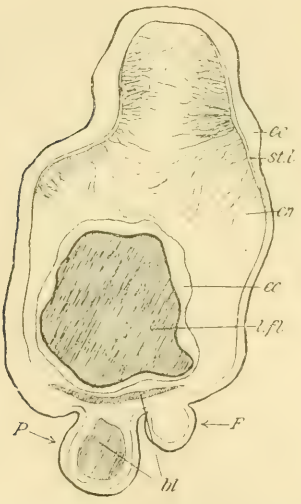


Fig. A.

Copie nach Bedot aus Schneider (1896): „Larve von *Velella*", in Wirklichkeit Blastostyl, dessen losgerissener Stiel oben, dessen Mundwulst (*P* Polyp) unten liegt. Daneben (*F* Fangfaden) eine Medusenknospe. In der Mitte eine Luftblase (*l. fl* entodermale Luftflasche B.'s). (Nach der Originalabbildung, Bedot fig. 1, 4. ist wahrscheinlich auch *P* eine Medusenknospe, während der Mund kaum hervortritt.)

endlich glaubt in ihrem Innern das Entoderm des „seitlich rings sich entwickelnden Randsaums" zu sehen; im Stiel erblickt er die Anlage des Kammes, wodurch er in seinem unglücklichen Gedanken bestärkt wird, den Kamm als modificirtes kappenförmiges Deckstück aufzufassen, das „oben neben der Blase" angelegt werden soll. „In entsprechender Weise", sagt er weiter, „ist vielleicht der entodermhaltige Randsaum, den Häckel ganz unberechtigter Weise dem Velum der Hydromedusen gleich stellt, als eine Anzahl verschmolzener geeignet umgestalteter Deckstücke [!] zu betrachten." Vgl. Anm. S. 355.

Jene berühmte Disconula Häckel's (Rep. sc. Res. Challenger, V. 28) endlich, zu *Porpita* gehörig, stellt mit ihren 8 langen Tentakeln und ihrer aus einer Centralflasche mit 8 Radiärkammern (!) bestehenden Luftflasche ein viel älteres Stadium dar. Bekanntlich fasst H. die Luftflasche als apicale Drüse einer im übrigen regelrecht ausgebildeten, streng octoradialen Meduse auf, deren Manubrium demgemäss in unserm Primärzoid zu suchen ist.

keit zu und biegt hier in ein enges gerade aufsteigendes, dickwandiges Rohr um, das im Innern der Anlage pilzartig in einer breiten, flach aufgesetzten Kuppe endet. Das Innere des Rohrs ist auch bei tentakellosen Larven ganz ausgefüllt von einer concentrisch geschichteten, stark färbbaren Masse, die auch schon auf die innere Basis der Pilzkuppe übergreift (Fig. 3, 4, 8). Wir haben den Anfang jener „Chitin"-Bildung vor uns, die schliesslich zu einer geschlossenen elastischen Flasche führt. Besonders auf etwas älteren Stadien sieht man an der gleichen Structur und Färbbarkeit deutlich, dass dieses Chitin nur eine Modification des uns im Uebrigen als Stützlamelle vertrauten festelastischen Zellsecrets ist (cf. Fig. 10, 15). Die Decke der Pilzkuppe ist zumal bei ältern Larven auffallend flachzellig, die Ränder sind nach unten etwas zurück gebogen (Fig. 3 etc.).

Dabei fällt uns zuerst die stark ausgesprochene 8strahlige Symmetrie dieser Larven auf, indem nämlich der Rand des Pilzhutes an 8 Stellen das äussere Ektoderm berührt. Von oben sehen wir, dass dieser Rand durch 8 Entodermstränge an 4 Stellen stärker, an 4 weniger eingebuchtet ist (Fig. C). Im äussern Ektoderm finden sich, besonders um den Porus, zahlreiche Nesselkapseln, die in der pilzförmigen Anlage stets vollständig fehlen (Fig. 3—5).

Wichtig ist nun, dass sich an den unpaaren Primärtentakel der meisten übrigen Siphonophorenlarven kein Anklang bei der Conaria findet. Das jüngste beobachtete Stadium zeigt 2 gleich kurze, einander genau opponirte, mit Nesselkapseln dicht besetzte Tentakel nahe der Einstülpungsöffnung des aboralen Ektoderms (Fig. 5). Die Medusenknospe bildet noch ein relativ schmales, tief eingesenktes Gebilde, dessen Stamm aus einer Schicht sehr hoher Zellen besteht, während die Kuppel ein flaches Epithel darstellt. Die Ausscheidung der „Chitinflasche" hat in der Kuppel noch gar nicht, im Stiel erst in so weit begonnen, als sich hier ein verdickter Zell-Contur zeigt, der aber nicht breiter ist als die Grenzschicht zwischen Ekto- und Entoderm. Diese Anlage (Glockenkern) ist durch eine Ringkerbe von dem hier ringwulstartigen äussern Ektoderm getrennt, in welchem ein feinster centraler Canal die Verbindung nach aussen herstellt. Leider war das Innere gerade dieser Larve, die in einem 1000 m-Fang (offenes Netz) enthalten war, weit schlechter erhalten als das fest gefügte embryonale Ektoderm. Besonders das lockere Entoderm hatte gelitten, aber auch von der Abgrenzung des im Innern gelegenen Nesselring-Ektoderms (s. S. 365) liess sich nur constatiren,

dass es dem äussern Ektoderm theils anlag, theils, wie z. B. gegenüber dem Tentakelansatz, sich von diesem entfernte (cf. Fig. 5).

Auffällig ist, dass diese — provisorischen — Tentakel von einer einfachen Reihe von Entodermzellen erfüllt sind, während in die spätern Tentakel ein hohler Entoderm-Schlauch hinein wächst. Letztere treten aber erst viel später auf, wenn die Chitinflasche bereits stark entwickelt ist: von einer vielschichtigen Ektodermanlage umgeben, in der Pneumatophorenkuppel und Limbus sich bereits zu sondern beginnen (Fig. 8—9). Sie unterscheiden sich von den provisorischen Tentakeln ferner durch ihre Lage unterhalb (aboralwärts) des Nesselrings, dem diese gegenüber liegen (Fig. 5 und 9); endlich durch den Mangel an Nesselkapseln während des Conariastadiums.

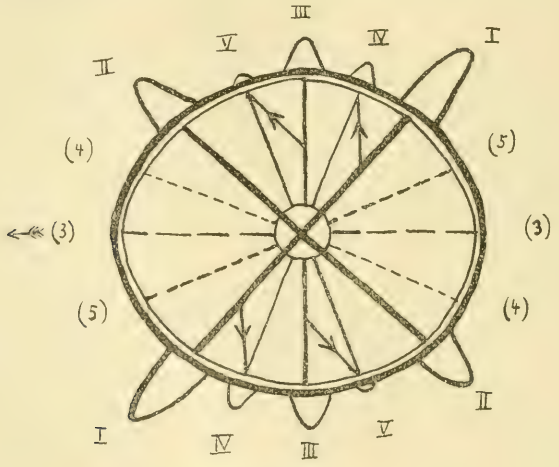


Fig. B.

Schema zur Entstehung der Tentakel. Nachdem die 4 ersten Tentakel kreuzweise entstanden sind, fallen bei den nächsten 3 Paaren die kreuzweise entsprechenden Tentakel (3, 4, 5) aus, welche in die Längsrichtung der mehr und mehr oval werdenden Rataria fallen. Die Verbindungslinien des I.—IV. Paares entsprechen den 8 „Radiär-"Canälen, der mittlere Kreis dem Conus (cf. Fig. 14 der Taf. 19). Die zu den Tentakeln IV u. V ziehenden Canäle zweigen sich von den Canälen der Radien I und III ab.

Die Zwischenstadien (Fig. 3—4) entbehren ganz der Tentakel und stellen in Folge dessen völlig radiär gebaute Organismen (mit 2×4 gleichen Radien) dar, ohne eine Spur von Bilateralität. Auch die spätern Tentakel entstehen zunächst zu zweit opponirt, das zweite Paar in der Axe senkrecht auf ihrer Verbindungslinie u. s. f. Vrgl. das beistehende Schema.

Das Entoderm umgiebt bei einer jungen, tentakellosen Larve den dickwandigen Stiel des Ektodermpilzes als eine compacte 2schichtige Masse, von der die erwähnten 8 Stränge durch die Einbuchtungen der Ektodermkuppel nach dem Rande (Fig. 3, 4), ist die Anlage vorgestreckt, zugleich nach oben (Fig. C) ziehen. Im Bereich der 8 Vorsprünge des Ektoderms deuten nur Spuren (zwischen dem äussern und innern Ektoderm) auf die ehemalige einheitliche Verbindung dieser 8 Stränge hin. Die 8 Entodermstränge gehen

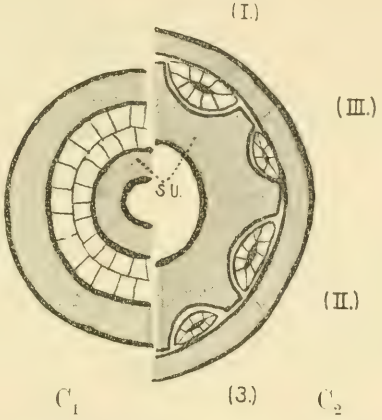


Fig. C.

Zwei Schnitte durch eine junge tentakellose Conaria, schematisirt. Ektoderm dunkel, Entoderm weiss, gekästelt. C_1 Schnitt im Bereich des „Pilzstiels", C_2 im Bereich der Basis der Pilzkuppel. Die Zahlen entsprechen den Canal- (später zugleich Tentakel-)Radien der Fig. B.

oberhalb der flachen Kuppel in das medusoide Entoderm des Conus über, das in 2 Schichten zerfällt und im Uebrigen genau den gleichen Bau und (rothen) Inhalt zeigt wie die äussere Zellenschicht des Kegels, von der es durch eine kräftige Stützlamelle getrennt ist. Die untere der beiden Schichten liegt direct der Ektodermkuppel auf, die obere schmiegt sich unter jene Aussenlage, bildet also über der erstern als Basis einen hohen Kegel, in dessen Mitte ein umfänglicher Hohlraum beide Schichten trennt. Nach dem Rande der Kegelbasis zu legen sich beide Schichten dicht zusammen, um zu äusserst in 8 flache „Randtaschen" überzugehen (Fig. 3, 4, 8). In eben diese münden die 8 kurzen Verbindungsstränge ein. So erhalten wir also das Bild eines centralen Hohlraums (oben), der durch 8 Gefässe mit einem Ringsinus (dem Spalt im untern Entoderm) communicirt.

Es liegt nun nicht fern, den centralen Hohlraum als Magen, die 8 Verbindungen als Radiärgefässe und diesen Ringsinus, bezw. seinen dem Ektodermcanal zugekehrten Abschnitt als Ringcanal einer Meduse zu deuten, deren Subumbrella durch das eingestülpte Ekto-

derm repräsentirt wird. Besser ist es, bei einer späterhin so abweichenden Bildung von dem speciellen Begriff „Ringcanal" überhaupt abzusehen und diesen untern Theil des Pneumatophoren-

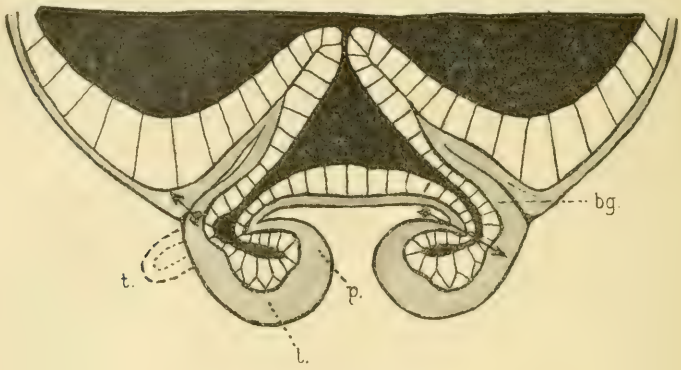


Fig. D.

Schematischer Längsschnitt durch den untern Theil einer Conaria, um die Entstehung des Conus und des Nesselringes *bg* zu zeigen (cf. Fig. 3). Der Pfeil links zeigt die Richtung, in welcher in den 8 percanalen Radien je eine Randtasche den Nesselring durchbricht (cf. Fig. F). Der Pfeil rechts zeigt die Richtung, in welcher in den 8 intercanalen Radien das eingestülpte Ektoderm unter Abschnürung der 8 kurzen Entoderm-Verbindungsstränge zum äussern Ektoderm vordringt (cf. Fig. C_2). *t* Tentakelansatz.

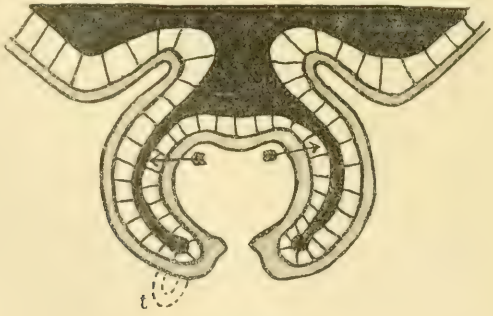


Fig. E.

Schema einer (etwas eingesenkt entstehenden) Medusenknospe, von der die *Velella*-Meduse abgeleitet werden kann durch Ausbreitung der Glockenhöhle in der Richtung der Pfeile. Dadurch Verbreiterung der Pneumatophoren-Basis, Verwachsen der Ektoderm-Ringfalte zum Nesselring, Trennung des Entoderms in „oberes" und „unteres" Entoderm. *t* Tentakelansatz.

Entoderms einfach mit der Umkehrzone des innern Blattes bei der Medusenknospe zu vergleichen.

Für die Verhältnisse der ektodermalen Theile ergiebt die Vergleichung der Figg. D u. E Folgendes: Subumbrella: Der

pilzförmige Hohlraum entsteht einerseits durch Abplattung der Glockenhöhle, andrerseits durch die massige Entwicklung des Schirmrandes. Die Exumbrella wird (wie das Entoderm) durch die Verbreiterung der Glockenhöhlenbasis in zwei Theile zerlegt, die annähernd zwei stumpfen Kegeln mit gemeinsamer Basis gleichen. Besonders interessirt uns der obere Kegel, der von der Anlage des später massiven „basigaster" gebildet wird. Wir finden nämlich einen compacten Zellen-

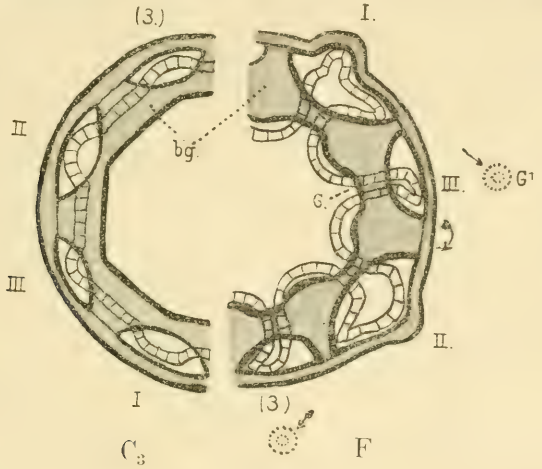


Fig. F.

Schematische Querschnitte zur Entwicklung des Nesselrings (*bg*), der Randtaschen und obern Radiärcanäle. C_3: höher geführter Schnitt des Stadiums der Textabb. C (C_1 u. C_2): In den percanalen Radien hat die Ausbildung der Randtaschen und die Verdrängung des darüberliegenden Nesselrings (bg) begonnen. F (älteres Stadium): Erweiterung der Randtaschen in den 4 Radien I u. I I, an welchen gleichzeitig Tentakel auftreten. Abschnürung der obern Radiärcanäle (*G*) durch Einwuchern der intercanalen *bg*-Abschnitte. Bildung des peripheren Festonringes und der 4 Pneumatophoren-Gefässe (G^1). Verbindungen durch Pfeile angedeutet.

ring, der sich zwischen die äussere, dem Primärzoïd angehörende und die darunterliegende, zur Medusenanlage zu rechnende Entodermschicht des Conus, von dessen Basis her, einzwängt." Er enthält von vorn herein zahlreiche Nesselkapseln und Cnidoblasten, die nach innen und oben derart vorrücken (zwischen jenen beiden Schichten), dass die Basigaster-Anlage mehr und mehr dem Mantel eines abgestumpften Kegels gleicht (Fig. 3, 8, 9, 17).

Auch dieser Theil der Larve ist deutlich 8strahlig gebaut, in so fern als seine Zellen an 8 Stellen das äussere Ektoderm berühren, zwischen denen die „Randtaschen" bis zur Basis der hohen Entodermzellen des Primärzoid vordringen. So erhalten wir in der

Aufsicht das Bild eines achteckigen Ringes, der an den Ecken breiter, zwischen ihnen schmäler ist [Fig. F (C_3)]. Derselbe ist derart orientirt, dass die Ecken über den 8 Vorsprüngen der Ektodermkuppel, also ebenfalls intercanal gelegen sind. Die Herkunft dieses Nesselringes lässt sich noch deutlich erkennen. Er berührt genau dort das äussere Ektoderm, wo dieses durch eine scharfe Linie in lockeres und flachzelliges (Planula) und dichtes (Pneumatophorenscheibe) getrennt wird. Die Berührungsstellen sind auf den jüngsten Stadien breiter als später; gelegentlich ist noch eine Zweischichtigkeit des Ringes zu erkennen, welche auf die doppelte Anlage zurückweist (Fig. 4, D).

Eine Abschnürung der Medusenknospe erfolgt nur im Bereich des Entoderms, das ja stets in dieser Beziehung dem Ektoderm vorgeht; hier scheinen die Epithelränder sehr früh zusammenzuwachsen, weil sie die Aufgabe haben, zu dem als Schweb- oder Steigorgan angesprochenen fetthaltigen Conus auszuwachsen (Fig. D). Meine Larven zeigten daher diese Communicationsöffnung, deren Annahme nicht von der Hand zu weisen ist, sämmtlich bereits geschlossen.

E. Weiterentwicklung der Medusenknospe zur Pneumatophore.

Entoderm: Das medusenartige Gastrovascularsystem erleidet alsbald eine gleichzeitig vierfache Veränderung: 1. werden die ursprünglichen 8 Verbindungen des obern und untern Entoderms auf 4 reducirt (spätere Pneumatophor-Canäle); 2. wird unter den Randtaschen eine festonartige Verbindung hergestellt; 3. werden zwischen dem Centralmagen des Conus und den Randtaschen 8 neue „obere" Radiärgefässe (später „Leber"canäle) abgeschnürt; 4. das untere Entoderm entwickelt sich, in Limbus- und Luftschirm-Entoderm getrennt, mächtig weiter.

ad 1: Die 4 Pneumatophorencanäle liegen in den Radien der Tentakelpaare *III* und (*3*) der Fig. B. Sie communiciren nicht mehr mit den Randtaschen der gleichen Radien, sondern mit den erweiterten der Radien I und II (vgl. auch Fig. 11). Diese Taschen werden durch Stützlamelle vom untern Entoderm getrennt, nachdem das Material der frühern Verbindungsstränge mit in das Entoderm der in diesem Radienkreuz zuerst angelegten Tentakel einbezogen ist. ad 2: Die reducirten Randtaschen der Radien *III* und (*3*) bleiben mit den 4 gleichnamigen untern Gefässen (*G'*) durch schmale massive Entodermbrücken seitlich (Fig. 11) verbunden. Andrerseits

verbinden sie sich bogenförmig mit den benachbarten Randtaschen II bezw. I (Fig. F, 11). a d 3: Die obern Gefässe entstehen durch nach unten gerichtete Wucherung des Nesselrings in den 8 intercanalen Radien. Der dabei gebildete hochcylindrische Centralmagen wölbt sich manubriumartig gegen die Luftflasche vor (Fig. 9).

Ektoderm: Die erwähnte Spaltung im untern Entoderm bedeutet den Anfang wichtiger Veränderungen der Pneumatophor-Anlage. Sie tritt ein, wenn die „pilzförmige" Ektoderm-Einstülpung noch einheitlich, aber so verändert ist, dass der zunächst gleichmässig weite Stielcanal des Pilzes in einen nach unten offenen Trichter verwandelt wurde (Fig. 8). Die Ränder des ursprünglichen Aussen-Porus rücken also weit aus einander, gleichzeitig werden sie ansehnlich verdickt. Wir können ihn jetzt als Trichterrand und die frühere Oeffnung des Stielcanals in die flache Kuppel nunmehr einfach als Porus bezeichnen.

Aus ihm wird in der That der spätere Primärporus der Pneumatophore, während der ursprüngliche, jetzt als Trichterrand bezeichnete Aussenporus (= Schirmrand der Medusenknospe?) später den Umkreis des Limbus (Randsaum) darstellt (cf. *p* und *l* in Fig. 4, 8, 15, 17).

In der Mitte zwischen Porus und Trichterrand wird das „untere" Entoderm durch Verdickung des Ektoderms eingeschnürt (Fig. 8), der untere verticale Abschnitt wird zum Septensystem des Randsaums, der obere, jetzt horizontale Abschnitt liefert die Wandgefässe der Pneumatophore. Bald darauf zeigt sich die entsprechende Einschnürung im Ektoderm (Fig. 9), das also jetzt nicht mehr einen Trichter darstellt, sondern in eine horizontale, von weitem Porus durchsetzte Scheibe und einen deren Rand rechtwinklig aufsitzenden Kragen oder Cylinder zerfällt. Auf diesem Stadium besitzt die Larve bereits 4—6 Tentakel, deren kreuzweise Entstehung aus Fig. B und deren Ansatzstelle aus Fig. D (*t*) erhellt.

Die „Chitin"-Flasche stellt sich auf diesem Stadium als eine nach oben offene flache Schale mit umgelegtem Rand dar, die auf einem massiven Stiel, dem den Porus ausfüllenden Chitinpfropf, sitzt. Letzterer geht in einen breiten Fuss über, der von dem Ektoderm ausserhalb des Porus abgeschieden wird. Die als Chitin bezeichnete Masse ist deutlich geschichtet, besonders in jenem Pfropf erkennt man deutlich die concentrisch um einen feinen Centralstrang angeordneten Lamellen. Die flach-zellige Decke (nach der Metamorphose: Basis) der Pneumatophoren-Anlage scheidet erst kurz vor

dem Auftauchen Chitin ab; sie erscheint auf diesem Stadium (wie die Andeutung eines Manubriums) central ausgebaucht (Fig. 9), was auf die Entwicklung des vom Nesselring comprimirten Magenraums zurückzuführen ist.[1])

Die nächste Entwicklung betrifft jetzt den Randsaum der spätern *Velella*, der merkwürdiger Weise so früh bereits beinahe zu dem Stadium entwickelt wird, das die auftauchende Rataria aufweist. Zunächst wächst der oben erwähnte Randkragen stark vertical aus, so dass er nunmehr um mehr als das Doppelte die Anlage der Pneumatophoren-Kuppel (Luftschirm) übertrifft. Letztere stellt auch jetzt noch einen schmalen Ring in der Mitte des Kragens dar (Fig. 15).

Sodann zerlegt sich das Entoderm des Kragens durch Auftreten verticaler Septen von elastischer Substanz in ca. 45—50 zunächst massive Längsstreifen (Fig. 10), die später, wenn aus dem Kragen der horizontale Ring des Limbus wird, ebenso viel radiäre Kammern darstellen.

Eine weitere Stufe wird durch das Auswachsen der Pneumatophoren-Kuppel aus jenem schmalen Horizontalringe erreicht. In dem Maasse, wie dieser wächst, geht er aus der wagrechten in die geneigte Lage über. Die Folge ist einerseits eine Erweiterung und Vertiefung der Luftflasche, andrerseits wird der bereits weit entwickelte Limbus aus der verticalen mehr und mehr in die horizontale Lage gedrängt und gleichzeitig stark gedehnt (Fig. 15, 16, 17).

Der spätere Luftraum nimmt mehr und mehr die Form eines umgekehrten Kegels an, dessen Basis zunächst ebenso stark an Umfang zunimmt, wie die Kuppel auswächst. Jene centrale Vorwölbung des vorigen Stadiums verstreicht dabei, die Radiärcanäle werden länger und enger, ebenso der die Kegelbasis umziehende Festonring.

Gleichzeitig wird der Conus kleiner und kleiner, und der Nesselring geht aus der Form des Kegelmantels in die eines breiten und flachen Ringes über (Fig. 16).

Die Mundöffnung des Primärzoïds bricht durch und befähigt dasselbe zur Aufnahme selbst so grosser Objecte wie Copepoden.

Die wichtigste Veränderung des Entoderms auf dieser Entwicklungsstufe ist, dass es in der Pneumatophoren-Kuppel in zahlreiche,

1) In der Zeit vor der Ausscheidung enthalten die Zellen eine Masse feiner, mit Eisenhämatoxylin geschwärzter Körnchen, die ich ebenso in den sonderbaren Verdickungen von Ektoderm und Entoderm fand, in welchen später die schornsteinförmigen Secundärporen der Chitinflasche entstehen.

hohle Canäle zerlegt wird, aus welchen die spätern contractilen Wandgefässe hervorgehen.[1])

Selbst bei Conarien mit einer Pneumatophore von der Grösse derjenigen der aufgetauchten Ratarien besteht die Chitinflasche noch aus einer an der Kegelbasis weit offnen Kuppel, deren Rand einem verdickten Ektodermring („Trichtermund") innen anliegt und nach aussen umgeschlagen ist (vgl. den „Gastrichter" der Haplophysen). Die Kuppel endet in einem dicken Chitinpfropf, welcher den weiten Porus ausfüllt.

F. Die Metamorphose der Conaria zur Rataria.

Bis zu diesem Stadium wollen wir die Larve als Conaria bezeichnen. Die Veränderungen, welche sie in die Rataria-Form überführen, sind zwar morphologisch nicht unvermittelt, aber physiologisch so revolutionär, dass wir wohl von einer Metamorphose sprechen dürfen.

Morphologisch sind folgende Veränderungen: Erstens scheidet jetzt plötzlich auch die breite Basis des Pneumatophorenkegels eine zarte Chitinlamelle ab, die mit der schon lange vorhandenen, starrern Schale am Rande verschmilzt, aber selbst noch weich bleibt.

Zweitens bildet sich in einer Ebene [Schema Fig. B: (3)—(3)], die senkrecht auf der Verbindungslinie des 3. Tentakelpaares steht, auf der Pneumatophorenkuppel ein gedoppelter Kamm, das von Chun beschriebene Velum, der jederseits vom Rande ansteigend bis zum Porus an Höhe zunimmt. An ihm ist sowohl das Ektoderm als das in die Wandgefässe zerlegte Entoderm betheiligt. Drittens wird der Conus sehr klein, zeigt aber noch deutlich alle Schichten, die Oelkugeln verschwinden mehr und mehr und machen in der äussern, zum Primärzoïd gehörenden Schicht einer Masse feinster, mit Eisenhämatoxylin stark geschwärzter Körnchen, Platz. Die Zellen verlieren, ebenso wie die den Conus umgebenden „Stützzellen", den blasigen, plasmaarmen Charakter und liefern ein festes, cubisches Epithel. Die Zellen der innern Entodermschichten (Medusenmagen) nehmen den bekannten Charakter der „Leber"zellen an.

1) Jedes dieser Getässe geht nach dem Limbus zu in eine weite Radiärkammer des letztern über, nach dem Porus zu vereinigen sich auf dem kielartigen Dach der Luftflasche je zwei gegenüber liegende Gefässe zu einem „Dachraum", der mit dem Segel dann zu gewaltigen Dimensionen auswächst. Die dichtgedrängten Muskelfasern verlaufen in den Wandungen des ganzen „Systems" von innen nach aussen (Fig. 18).

Damit hätten wir also auch für die „Leber", um die sich, ebenso wie um das ebenfalls bisher unverständliche Nesselpolster, Delle Chiaje, Vogt, Kölliker, Chun und besonders Bedot („organe central") bemüht haben, morphologischen Aufschluss gewonnen. Seine physiologische Rolle wird der Entwicklung aus dem Gastravascularsystem einer Medusenknospe entsprechen und in der Nutzbarmachung und Weitergabe der vom Primärzoïd („Centralpolyp") gelieferten Nährstoffe an die weit ausgedehnten Theile der umgebildeten Meduse beruhen.

Erst später, nach Verbrauch der Fettstoffe des Conus und nachdem die Ernährung des Primärzoids in vollem Gange ist, treten unter Auflösung der Stützlamelle und zwar mit Benutzung jener früh auftretenden 8 Lücken an der ektodermalen Scheidewand (Nesselring), die Verbindungscanäle mit dem Polypenmagen auf (Fig. 18). Mit den inzwischen aufgetretenen Tentakeln ist dagegen die Leber schon jetzt durch Abzweigungen der Radiärgefässe verbunden (Fig. 13, B).

Nun die physiologischen Vorgänge:

Zunächst wird der Chitinpfropf im Luftporus durch Compression der Flüssigkeit in der Flasche gelöst, und die erstere kann sich mit dem Seewasser mischen. Dann treten kräftige Contractionen der Wandmusculatur und Wandgefässe auf, welche die Pneumatophore in die Larve hinein pressen — der weiche Chitinboden wird dabei ins Innere der Flasche gedrückt — und gleichzeitig den Luftporus erweitern.

Bei diesen Contractionen verschwindet der Luftbehälter ganz unter dem Niveau des Limbus, der förmlich über ihm zusammen schlägt. Da die Larven jetzt direct unter dem Wasserspiegel sich befinden, so ist es ihnen möglich, bei diesen Contractionen schliesslich statt des Wassers das nöthige Luftquantum in sich aufzusaugen und über die Oberfläche „aufzutauchen".

Bald nachdem das erreicht ist, schliesst sich der Luftporus; das bisher 2theilige Velum verschmilzt über ihm und die 2 seitlichen Secundärporen werden angelegt (Chun). Schon früher (vor Schluss des Porus) erstarrt die Luftflasche auch an ihrer nun wieder (manubriumartig vorgewölbten Basis (Fig. 18), die jetzt durch 8 Radiärfurchen eingeschnürt ist. Eine genauere Schilderung dieser interessanten Verhältnisse würde jedoch aus dem Rahmen vorliegender Arbeit fallen, deren Aufgabe sein sollte, die Conaria (in den Grundzügen ihrer Entwicklung) bis zum Auftauchen zu verfolgen.

Zum Schluss habe ich zu danken: vor allem für die Liebenswürdigkeit, mit der Dr. v. Davidoff Hülfsmittel und Personal der Station zu meiner Verfügung stellte, ferner für die Hülfe Dr. Gariaéff's bei der Sammlung, meiner Frau bei der Bearbeitung des Materials, endlich für die Vermehrung, die dasselbe, ausser durch Dr. Neresheimer, durch Dr. Lo Bianco erfuhr. — Allgemeine Erwägungen, die beim Studium der *Conaria* sich aufdrängten, werden demnächst im Biolog. Centralblatt mitgetheilt werden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 17—19.

Fig. 1—2 nach dem Leben. 60 : 1. Junge tentakellose und kurz vor der Metamorphose stehende Conaria, bei beiden oben Porus der Planula = Primärzoid; die untere Oeffnung der Fig. 1 entspricht dem (nach oben geschlagenen) Limbusrand der Fig. 2, welche unten den (verschlossenen) „Primärporus" der Luftflasche zeigt. Rechts darüber ein „Secundärporus" als hellerer Fleck angelegt, seitlich erste Anlage des Segels.

Fig. 3—19. Ektoderm röthlich, Entoderm blaugrau getönt, Stützlamelle und „Chitin" in der Farbe des Eisenhämatoxylin-Präparate braun bis schwarz. Zusammengehörigkeit der Figuren zu entsprechenden Stadien neben der Fig.-Nummer vermerkt. Fig. 3: 150 : 1; Fig. 4—5, 8—11, 16—18: 105 : 1; Fig. 12—13: 75 : 1; Fig. 14: 60 : 1.

Fig. 3—4. Med. Längsschnitte durch tentakellose (halb eingezogene) Pneum.-Anlagen. *P*(rimärzoid)-*Ent*(oderm), *M*(edusen)-*Ent*. *lg* Nesselring, in ihm bei * Längsspalt. *p* und *l* die Anlagestellen des Luftporus bezw. Limbus. *N*(essel)-*K*(apseln). *R*(and)-*T*(asche), *R*(ing)-*S*(inus). *RC* kurze „Verbindungsstränge" des „obern" und „untern" Ent. im Bereich des 8fach gekerbten Randes der Ekt.-Kuppel. In Fig. 3 2 „percanale", in Fig. 4 links ein percan., rechts ein „intercanaler" Radius getroffen (cf. Textfig. C).

Fig. 5. Jüngstes Stadium mit 2 *Pr*(ovisorischen) *T*(entakeln) jederseits des *R*(ing)-*W*(ulstes).

Fig. 6—7. Histologie des Primärzoids. Fig. 6. 2 Entodermzellen mit netzartigem Plasmabelag von der Grenze des niedern zum hohen E.-

Epithel. Fig. 7. Ganglienzelle, Längsmuskelfasern und 2 Drüsenzellen des Ektoderms. Flachpräparate; Zeiss' Ap. Imm. 2 mm, Comp. Oc. 4.

Fig. 8. Med. Längsschnitt. Aussenporus trichterförmig erweitert, Sonderung des Limbus beginnt. Im Ent. seitlich 2 Randtaschen getroffen.

Fig. 9—11. Längsschnitte einer Serie. Oberes Entoderm in Centralmagen und „obere" Radiärgefässe (*G*) gesondert, *G'* Anlage eines „untern" (Pneumatoph.-)Gefässes. (Betr. der Zahlen vgl. Schema Textfig. B u. F). *L. S* Anlage der Septalkammern im Limbus. *L. Fl* subumbr. Ekt. Randschnitt Fig. 11 trifft den „peripheren Festonring" (Schema F) gleichzeitig in 3 Radien: Randtasche im Radius I: unteres, oberes Gefäss und (reducirt) R. T. III; Bogenverbindung der letztern zur R. T. II. (Die Lumina von R. T. I und G' III vereinigen sich im nächsten, die von R. T. III und R. T. II im vorhergehenden Schnitt der Serie).

Fig. 12—13. Ansichten der Medusenanlage von unten. Der äussere Umkreis (Limbusrand) der Fig. 13 entspricht dem Centrum (Aussenporus) der Fig. 12. Der im Leben regelmässig 8eckige Rand (Grenze des Scheiben-Ekt. und Nesselrings) in Fig. 12 ist im Präparat durch Druck verschoben.

Fig. 14. Ansicht einer ältern Medusenanlage von oben (cf. Schema B). Kammrichtung durch den Pfeil bezeichnet. In der Mitte der Conus; aussen der nach oben geschlagene Limbus-Rand.

Fig. 15. Med. Schnitt durch etwas ältere C. als Fig. 9—11. Limbus schon weit entwickelt, Randdrüsen angedeutet. „Luftschirm"anlage bildet nur erst eine horizontale Ringscheibe. Glockenhöhle erweitert. Chitin doppelbecherförmig entwickelt. Oberes und unteres Entoderm durch starke Stützlamelle getrennt.

Fig. 16. Luftschirm aus dem Limbuskragen herausgewachsen. Bei G^1 eins der 4 Pneum.-Gefässe angeschnitten. (Im Conus Fettkugeln geschwärzt erhalten.)

Fig. 17. Kurz vor Metamorphose. Infundibulum noch chitinfrei. Stützlam. zwischen den versch. Ent.-Abschnitten gallertartig verändert (braun).

Fig. 18. Luftporus geöffnet, das Infundibulum hat den (noch zarten) *Fl*(aschen)-*B*(oden) abgeschieden. Conus getrennt in „Leber" (*hep*) und Polyp-Basis, durch Wucherung des Nesselrings *ng* (jetzt massiver „Basigaster"). *K* entodermaler Verbindungscanal. Im Luftschirm und Limbus: rechts gallertige Füllmasse getroffen, links Wandcanal bezw. Septalkammer (*L. S*) mit horizontaler Wandmusculatur. *G'* Pneum.-Gefäss des Radius III.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Die Hemipterengattung Polyctenes Gigl. und ihre Stellung im System.

Von

Dr. med. **P. Speiser,** Bischofsburg (Ostpreussen).

Hierzu Taf. 20.

Gelegentlich der Beschreibung einer neuen Species der Gattung *Polyctenes* Gigl., welche ich auf einer Fledermaus aus der Sammlung des Zoologischen Instituts der Universität Tübingen fand, möchte ich im Folgenden eine Uebersicht über die bisher beschriebenen Arten geben und zugleich die Stellung der Gattung im System erörtern.

Die Gattung *Polyctenes* ist bisher nur aus Süd-Asien und Mittel-Amerika bekannt, es war daher interessant, auf *Taphozous perforatus* Geoffr. eine ägyptische Art aufzufinden. Dieselbe steht durch die Form ihrer Antennen *P. spasmae* Waterh. und *P. talpa* m. am nächsten, nimmt aber in so fern eine Mittelstellung zwischen diesen beiden Arten ein, als sie die Form des Thorax von *P. talpa*, die der Flügelrudimente von *P. spasmae* hat. Ich nenne sie daher

Polyctenes intermedius n. sp.

Die Seiten des Kopfes sind gerade, sonst ist der Kopf ohne Besonderheiten; die beiden letzten Glieder der Antennen sind annähernd gleich lang. Der vordere Kopfabschnitt nicht gleichmässig halbkreisförmig, sondern vorn seitlich etwas vorgezogen.

Thorax hinter der Mitte am breitesten, am Vorderrande ein-

gebuchtet. Die Beborstung beschränkt sich auf breite Streifen längs der beiden Seitenränder und des Hinterrandes. Am Vorderrande steht nur eine einfache Reihe sehr feiner Börstchen, an welche sich jederseits 3 auffallend starke und lange Borsten anschliessen. Die Flügelrudimente sind bis zur Hälfte ihrer Länge mit einander verwachsen und nur halb so lang wie zusammen breit. Sie sind nur auf dem hintern, nicht verwachsenen Abschnitt und an den Seiten beborstet, ausserdem stehen zwischen den Borsten seichte Grübchen, die wie Pockennarben aussehen.[1]) Der Hinterrand ist wie der des Thorax und Kopfes mit dicht gereihten Chitinstacheln besetzt.

Abdomen 9gliedrig, die Segmente auf ihrem Dorsalantheil je nur am Hinterrande derber chitinig und nur hier mit mehreren Reihen feiner Börstchen besetzt, jederseits eine stärkere Borste fällt auf dem 7. Segment auf; ventral gleichmässig fein beborstet.

Vorderbeine mit sehr dicken Schenkeln, kurzen Tibien und 2 Tarsengliedern, die nur undeutlich von einander abgesetzt sind; die Krallen sind stark reducirt und von den starken Borsten in der Umgebung kaum zu unterscheiden. Offenbar dient das 1. Beinpaar nicht mehr zum Festhalten des Körpers, sondern mehr zum kräftigen Hindurchwühlen durch den Haarpelz der Fledermaus, wozu auch die zugespitzte, keilförmige Gestalt des ganzen Körpers sich vorzüglich eignet. Die beiden hintern Beinpaare lang, jedoch auch das dritte nur wenig mehr als halbe Körperlänge erreichend, mit 4 Tarsengliedern, deren letztes das längste ist und 2 ungleiche Krallen trägt. Die Mittel- und Hinterhüften an ihrem vordern Rande mit einer Einkerbung, so dass sie von der Fläche gesehen annähernd kartenherzförmig erscheinen. Eigenthümlich ist eine Art Ringelung der Tibien, welche auch *P. talpa* m. zukommt und sich vielleicht auch bei den andern Angehörigen dieser Gattung findet. Sowohl die Mittel- als die Hinterschienen werden durch je 5 hellere Ringe in 6 Theile zerlegt, 4 mittlere unter sich annähernd gleiche und 2 etwas längere Endabschnitte. Ob diese 6 Abschnitte gegen einander gelenkig verschieblich sind, kann ich nicht sagen. — Diese Ringelung erinnert an diejenige der Schenkel bei allen Angehörigen der Familie *Nycteribiidae* und der Tibien bei den zu derselben Familie gehörigen Gattungen *Cyclopodia* Kol. und *Eucampsipoda* Kol.; Aehn-

1) Solche narbige Grübchen finden sich an den gleichen Stellen auch bei *P. talpa* m., die ich auf der beigegebenen Tafel ebenfalls darstelle, um meine frühere primitive Figur zu ergänzen.

liches kommt auch der Mehrzahl der Arachnoiden-Familie *Tarantulidae* zu, wo die Tibien des letzten Beinpaares 1—4 solche Ringe tragen.

Körperlänge 2,2—2,5 mm.

2 Exemplare von *Taphozous perforatus* Geoffr. aus Aegypten in der Sammlung des Zoologischen Museums zu Königsberg i. Pr.

Uebersicht der bisher beschriebenen Arten.

1. Hinterbeine verhältnissmässig kurz und dick, wenig mehr als halb so lang wie der Körper; die Klauen ungleich, indem die eine einfach ist, während bei der andern der Basalhöcker sehr lang wird, beinahe so lang wie die eigentliche Kralle. Arten der alten Welt 2
—. Hinterbeine sehr lang, so lang wie das ganze Insect; die Klauen annähernd gleich, mit nur einem kleinen Zahn an der Basis. Amerikanische Arten 6
2. Vorletztes Fühlerglied fast doppelt so lang oder mehr als doppelt so lang wie das letzte 3
—. Die beiden letzten Fühlerglieder gleich lang oder doch das letzte nur unbedeutend kürzer als das vorletzte 4
3. Kopf ohne den vordern halbmondförmigen Abschnitt breiter als lang, Thorax rundlich. — Auf einer südasiatischen Molosside, vielleicht *Nyctinomus cestonii* (Savi)?[1]) — Species typica *P. molossus* Gigl.
—. Kopf ohne den vordern Abschnitt länger als breit, Thorax länglich. — Auf *Megaderma* (*Lyroderma*) *lyra* Geoffr. *P. lyrae* C. O. Waterh.
4. Thorax hinter der Mitte am breitesten, Seitenrand des Kopfes gerade 5
—. Thorax vor der Mitte am breitesten; Seitenrand des Kopfes geschwungen. Flügelrudimente nur halb so lang wie zusammen breit. — Auf *Megaderma spasma* (L.) *P. spasmae* C. O. Waterh.
5. Flügelrudimente nur halb so lang wie zusammen breit.

1) Dies ist die einzige bei Amoy, dem Fundorte des Thieres, vorkommende Molossiden-Art: Giglioli giebt an „on the Chinese Molossus". — In meiner 1898 erschienenen Beschreibung des *Polyctenes talpa* schrieb ich fälschlich *Molossus chinensis*, nach Westwood 1874, im Glauben, es hätte Westwood damit einen Speciesnamen gemeint.

Kleinere Art von 2,5 mm Länge; aus Afrika. — Auf *Taphozous perforatus* Geoffr. *P. intermedius n. sp.*

—. Flügelrudimente so lang wie zusammen breit. Grössere Art von 3,5—4 mm Länge; aus Südasien. — Auf *Megaderma spasma* (L.) *P. talpa* Speiser

6. Kopf ohne den halbmondförmigen vordern Abschnitt deutlich länger als an der breitesten Stelle breit, das ganze Thier schlanker gebaut. — Auf *Molossus abrasus* (Temm.) *P. longiceps* C. O. Waterh.

—. Kopf ohne den vordern Abschnitt breiter als lang; das ganze Thier von gedrungener Gestalt. — Auf *Molossus rufus* Geoffr. *var. obscurus* Geoffr. (= *M. fumarius* Burm.) *P. fumarius* Westw.

Stellung im System.

Obgleich mir die Untersuchung der hier beschriebenen Art leider keine neuen Aufschlüsse über den Bau dieser Parasiten gegeben hat, so möchte ich mich hier doch etwas bestimmter über ihre wahrscheinliche Stellung im System aussprechen, als das bisher geschehen ist, um damit wenigstens endgiltig ihrer Vereinigung mit den Dipteren zu widersprechen.

Wie ich schon 1898 gelegentlich der Beschreibung von *Polyctenes talpa* m. angeführt habe [1]), wurde die Gattung von Giglioli [2]) 1864 und Waterhouse [3]) 1879 zu den Dipteren gestellt, von Westwood [4]) 1874 zu den Anopluren, und 1880 durch Waterhouse [5]) auf ihre Zugehörigkeit zu den Hemipteren hingewiesen. Nichts desto weniger wird sie noch 1892 von Bigot [6]) und 1895 von Van der

1) In: Zool. Anz., V. 21, 1898, No. 575 v. 12. 12., p. 613—615.

2) H. Giglioli, On some parasitical Insects from China, in: Quart. Journ. microsc. Sc., V. 4, 1864, p. 18 ff., m. Taf.

3) C. O. Waterhouse, On the affinity of the genus Polyctenes Gigl. with a description of a new species, in: Trans. entomol. Soc. London, 1879, p. 309—312, m. 2 Taf.

4) J. O. Westwood, Thesaurus entomologicus Oxoniensis. Oxford 1874, fol., p. 197 ff., 3 Taf.

5) C. O. Waterhouse, Description of a new species of the anomalous genus Polyctenes, in: Trans. entomol. Soc. London, 1880, p. 319 bis 320, m. Taf.

6) J. M. F. Bigot, Catalogue of the Diptera of the Oriental region. II, in: Journ. Asiat. Soc. Bengal., V. 16, 1892, p. 61, Part 2, p. 133 ff.

Wulp [1]) unter den Diptera pupipara aufgezählt. Das mag zum Theil auch darin seinen Grund haben, dass der Gattung bisher noch keine bestimmte Stelle im System der Hemipteren angewiesen wurde, und dies will ich im Folgenden versuchen. — Dass *Polyctenes* nicht zu den Anopluren = Mallophagen gehört, ergiebt sich schon aus dem Besitz saugender Mundtheile, und der Vereinigung mit den Dipteren widerspricht, dass der Rüssel 3gliedrig ist, sowie dass die Tarsen nur 4 resp. 2 Glieder haben. Endlich hat Westwood bei *Polyctenes molossus* Gigl. deutliche Zeichen einer Häutung gefunden (vgl. seine tab. 39, fig. B. C, E). Wir haben also in den Polycteniden ametabole Insecten mit saugenden Mundtheilen oder mit andern Worten, echte Hemiptera. Von den verschiedenen Unterordnungen der Hemipteren kommen nur die Heteroptera in Betracht.

Gewisses Bedenken verursacht nur die Einreihung innerhalb der Heteropteren. Es sind vor allem 4 Merkmale, durch welche sich die Polycteniden vor allen andern Heteropteren auszeichnen, nämlich die Augenlosigkeit, der eigentümliche bewegliche Kopfabschnitt, die Ringelung der Tibien und endlich die Anzahl der Tarsenglieder an Mittel- und Hinterbeinen.

Die Augenlosigkeit darf uns bei einem Parasiten solcher Thiere nicht überraschen, welche Tags in dunklen Schlupfwinkeln sich verstecken und nur Nachts ausfliegen; haben wir doch Analoges bei vielen Fledermausparasiten aus der Reihe der Dipteren, insbesondere den Gattungen *Raymondia* Frfld. (*Streblidae*) und *Nycteribia* Latr. (*Nycteribiidae*). Man darf also den Verlust der Augen als eine Anpassung an die speciellen Wirthe ansehen.

Gleichfalls als Anpassung an das parasitische Leben auf pelzbekleideten Thieren lässt sich der vordere abgesetzte Kopfabschnitt deuten. Finden wir doch eine ähnliche Form des Vorderkopfumrisses bei einer ganzen Reihe von ähnlichen Verhältnissen angepassten Insecten. Ich erinnere an die ähnliche Kopfform bei Läusen und Mallophagen sowie bei einigen der auf Bienen (*Anthrena*) zu findenden Meloïdenlarven. Vor allem aber ist an die ganz ähnlichen Bildungen zu denken, wie sie die Dipterengattungen *Strebla* Wied. und *Enctenodes* C. O. Waterh. aufweisen. Offenbar handelt es sich hier um eine durch gleiche Lebensbedingungen ausgelöste Convergenz der

1) F. M. Van der Wulp, Catalogue of the described Diptera from South Asia. — The Hague 1896.

Entwicklung, die, dem verschiedenen Material entsprechend, den gleichen Zweck durch verschiedene Mittel erreicht. Denn während der vordere bewegliche Kopfabschnitt der genannten Streblinen anscheinend aus den Maxillartastern hervorgegangen ist, dürfte dieses halbmondförmige Stück bei *Polyctenes* als abgetrennter vorderer Abschnitt des als Clypeus oder Tylus bezeichneten mittlern Lappens der obern Kopfwand aufzufassen sein.

Die Ringelung der Tibien ist eine eigenthümliche Erscheinung; sie reicht aber nicht zu, um die Familie *Polyctenidae* in stricten Gegensatz zu den andern Heteropteren zu setzen. Sie ist ausserdem nur der grobe, äusserlich bemerkbare Ausdruck einer noch viel weiter gehenden Zertheilung der Chitinwand und daher nicht als etwas sehr Wesentliches aufzufassen. Sie findet ausserdem ihr Analogon in der Ringelung der Tibien bei den Nycteribiidengattungen *Cyclopodia* Kol. und *Eucampsipoda* Kol. sowie in der Ringelung der Schenkel bei sämmtlichen Nycteribiiden und den Tarantela. Auch die Metatarsen bei gewissen Nycteribiiden zeigen reichliche Andeutungen einer unregelmässigen und unvollkommenen Ringelung (vgl. fig. 10 der Tafel zu meiner Arbeit „Ueber die Nycteribiiden etc." 1901).[1])

Damit aber erhalten wir einen Fingerzeig für das Verständniss der eigenthümlicher Weise 4gliedrigen Tarsen an den Hinter- und Mittelbeinen. Kann es sich nicht auch da um das Auftreten einer solchen Ringelung handeln? Der in Fig. 5 dargestellte optische Durchschnitt soll uns zum Studium dienen. Das Grundglied mit seiner unter die folgenden geschobenen Spitze entspricht völlig ähnlichen Bildungen bei anderen Wanzen. Zum Vergleiche habe ich daneben den entsprechenden Theil von *Cimex hirundinis* Jenyns dargestellt. Daraus ergiebt sich die vorher angegebene Homologie und ausserdem, dass die andern Glieder sich auch gut entsprechen, mit der alleinigen Abweichung, dass das, was bei *Cimex* das 2. Glied ist, hier, bei *Polyctenes*, durch eine helle Ringelung in 2 Stücke gesondert erscheint. Die Anschauung lässt sich daher nicht von der Hand weisen, dass ähnliche Ringel, wie sie an den Tibien der genannten Insecten eine Gliederung herstellen, hier auch die Zerlegung des einen Tarsengliedes in zweie bewirken, zumal Andeutungen solcher Zerlegung von Tarsengliedern sich schon bei andern Parasiten finden. Also darf man wohl auch hier eine Convergenzerscheinung sehen und die „4gliedrigen" Tarsen der *Polyctenes* den

1) In: Arch. Naturg., Jahrg. 67, V. 1, p. 11—78.

3gliedrigen anderer Heteropteren dahin homologisiren, dass Grund- und Endglieder jeweils homolog sind, dem Mittelglied der andern Heteropteren aber 2 mittlere bei *Polyctenes* entsprechen.

Dann hat aber die Einfügung der hier besprochenen kleinen Familie in die Reihe der Heteropteren keine Schwierigkeiten mehr. Sie ist durch ihre Eigenthümlichkeiten sicher fest genug als eigene Familie begrenzt, schliesst sich aber sonst, z. B. in Fieber's Tabelle der Gymnocerata [1]), mühelos in allen sonstigen Merkmalen an die Acanthiiden sive Cimiciden an. Und das ist in so fern von Bedeutung, als gerade die Cimiciden allein unter allen Heteropteren die einzigen, wenn auch nur temporären, Parasiten warmblütiger Thiere sind; ja *Cimex pipistrelli* Jenyns saugt sogar mit Vorliebe an Fledermäusen.

Längst, in grauer Vorzeit, vorgenommener Uebergang vom temporären zu stationärem, dauerndem Parasitismus, kann dann zur Entwicklung eigenartiger Anpassungscharaktere geführt haben, wodurch sich die Polycteniden von den Cimiciden, denen sie meiner Ansicht nach am allernächsten stehen, immer weiter entfernten.

Dass der Organismus der Polycteniden auf den Reiz des ektoparasitischen Lebens im Haarpelz gewissermaassen mit einer specifischen Reaction auch sonst, abgesehen von den erwähnten, mit einer solchen Reaction erklärten Eigenthümlichkeiten einging, ergiebt sich aus der Betrachtung der eigenthümlichen Stachelkämme. Finden wir doch gerade ebensolche Stachelkämme, offenbar umgewandelte Borstenreihen, noch bei einer ganzen Reihe von Pelzparasiten. Sie sind bei den Puliciden weit verbreitet, finden sich bei allen Nycteribiiden und auch bei den schon genannten Dipterengattungen *Strebla* Wied. und *Euctenodes* C. O. Waterh.

Demnach ist als einzig richtiger Platz im System für die Polycteniden die Stellung unmittelbar neben den Cimiciden in der Reihe der Hemiptera heteroptera zu bezeichnen.

1) Hemiptera europaea 1861.

Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1 und 2. *Polyctenes intermedius n. sp.* von oben und unten.

Fig. 3 und 4. *P. talpa m.* von oben und unten; in Fig. 4 ist das rechte Vorderbein weggelassen, um die Lage des Mesothorakalstigma zu zeigen. *st* Stigma, *c* Hüftgelenkspfanne.

Fig. 5. Linke Hintertibie und -Tarsen von *P. talpa* m. im optischen Durchschnitt, nach Alkoholpräparat.

Fig. 6. Linke Hintertarsen von *Cimex hirundinis* Jenyns, nach Canadabalsam-Präparat.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen.

IV. Die Entwicklung der beiden Trigeminus-Ganglien.

Von

Dr. **August Brauer** (Marburg).

Hierzu Taf. 21—22 und 7 Abbildungen im Text.

Die Frage nach der morphologischen Bewerthung der meisten Kopfganglien ist in neuerer Zeit wesentlich durch den Nachweis beeinflusst worden, dass nicht nur die Ganglienleiste das Material für dieselben liefert, sondern auch Verdickungen der Epidermis, sogenannte „Plakoden" (Kupffer) an ihrer Bildung sich betheiligen. Während Anfangs nur eine Verbindung der auswachsenden Nerven mit der Epidermis angegeben wurde, soll nach den Untersuchungen besonders von Froriep (1885), Beard (1886), Scott (1887), Kupffer (1890, 1891, 1895, 1902), Dohrn (1891), Goronowitsch (1893, 1898), Platt (1894, 1896), Koltzoff (1902) aus ihr ein mehr oder weniger beträchtlicher Theil der Ganglien selbst hervorgehen. Wenn man von einigen Verschiedenheiten in den Angaben absieht, so sollen in der Epidermis des Kopfes zwei Reihen von Plakoden auftreten, eine dorso-laterale und eine ventro-laterale oder epibranchiale, aus der ersteren sollen das Geruchsorgan, das Gehörorgan und laterale Theile der Ganglien des Trigeminus und der folgenden Nerven entstehen, aus der letztern die Linse und sogenannte „epibranchiale"

Ganglien, dagegen soll die Ganglienleiste nur das Material für mediale Theile der Ganglien liefern. In diesen Plakoden sieht man alte Sinnesorgane der Haut, welche ausser dem Geruchsorgan ihre periphere Lage aufgegeben haben, in die Tiefe gerückt sind und zum grössten Theile zu Kopfganglien sich umgebildet haben. Goronowitsch geht noch weiter, indem er der Ganglienleiste am Aufbau der Ganglien überhaupt keinen Anteil zuerkennen will, sondern letztere allein aus der Epidermis herleitet.

Zugleich mit diesem Resultat wurde ein anderes wichtiges gewonnen, welches das Schicksal der Ganglienleiste, besonders des prootischen Theiles, betrifft. Zwar war schon von Van Wijhe (1883) erkannt worden, dass der im Vorderkopf gelegene Theil der Leiste sich nicht an der Bildung der Ganglien des Trigeminus betheiligt, sondern zu schwinden scheine, aber das Schicksal dieses Theils und weiter auch anderer, caudad gelegener wurde erst von Kastschenko (1888), Platt (1891, 1894, 1896, 1898), Goronowitsch (1893, 1898), Neal (1898), Koltzoff (1902) und besonders eingehend von Dohrn (1902) verfolgt. Die Untersuchungen hatten das sehr befremdende Ergebnis, dass die Theile der Leiste, welche nicht in die Anlagen der Ganglien übergehen, nach Goronowitsch sogar die ganze Leiste, zu Mesenchym, zu dem sogenannten „Mesectoderm" (Platt) umgewandelt werden, aus welchem später Bindegewebe, Knorpel u. A. hervorgeht. Nach einigen, wie Platt, Kupffer, Koltzoff, sollen auch aus der Epidermis Zellen auswandern und ebenfalls Mesenchym liefern. Allerdings hat es auch nicht an Zurückweisungen dieser Resultate gefehlt, so besonders Seitens Rabl's (1894), Corning's (1899), Buchs' (1902).

Zu diesen kurz erörterten Fragen, ob und in welcher Weise die Epidermis an der Bildung der Kopfganglien beteiligt ist und welches das Schicksal der Ganglienleiste ist, soll die folgende Untersuchung einen weitern Beitrag liefern. Sie ist nur ein Bruchstück; da mir augenblicklich in Folge der Uebernahme der Bearbeitung der von der deutschen Tiefsee-Expedition gesammelten Tiefseefische die Zeit fehlt, so habe ich die Untersuchung auf die Entwicklung der beiden Trigeminus-Ganglien und auf diejenige des rostralen Abschnittes der Ganglienleiste und sein Schicksal beschränken müssen, ich hoffe aber, später dieselbe vervollständigen und die ganze Geschichte des Gymnophionenkopfes bearbeiten zu können.

Als Object hat mir wie in den frühern Beiträgen *Hypogeophis* gedient, und zwar habe ich beide Arten, *H. alternans* und *rostratus*,

benutzt, da einige Stadien der erstern besser conservirt waren. Um jedes Bedenken gegen diese Verwendung von zwei Arten von vorn herein nieder zu schlagen, hebe ich auch hier wieder hervor, dass ich von beiden fast dieselben Stadien untersucht habe und dass, abgesehen von der geringern Grösse der Embryonen und der etwas schnellern Entwicklung von *H. alternans*, die hier beschriebenen Vorgänge völlig gleich verlaufen. In manchen Arbeiten begegnet man der Ansicht, dass man neuen Resultaten, welche bei einem Amphibium gewonnen sind, grosses Misstrauen entgegen bringen müsse, so lange nicht dieselben auch für die Selachier nachgewiesen seien, weil die Amphibien einem klaren Einblick in die Vorgänge zu viele Schwierigkeiten bereiten. Ein solches Misstrauen mag gegenüber einigen, aber auch nicht allen Anuren zum Theil vielleicht berechtigt sein, sicher aber nicht gegenüber den Gymnophionen, welche meiner Ansicht nach in Bezug auf Klarheit der Bilder hinter den Selachiern nicht weit zurück stehen. Meine frühern Beiträge dürften dieses Urtheil als berechtigt erscheinen lassen, und auch dieser kann dafür einen weitern Beweis bringen.

Die Ansicht Van Wijhe's (1883), dass der Trigeminus als zwei segmentale Nerven zu beurtheilen ist, hat den Beifall der meisten Forscher erhalten. Sie wird durch die Thatsache gestützt, dass bei den meisten Formen sein Ganglion nicht nur zwei dorsale Wurzeln besitzt, sondern auch im ausgebildeten Zustande bei manchen, z. B. bei Cyclostomen [Ahlborn (1884), Kupffer (1900)], bei einigen Selachiern [Allis (1897), Haller (1898)], bei Holocephalen [Cole (1897), Schauinsland (1903)], einigen Ganoiden [Van Wijhe (1882), Goronowitsch (1888)] und *Trigla* [Allis (1897)] das Ganglion völlig in zwei gesondert ist, in das G. ophthalmicum, von welchem der R. ophthalmicus profundus abgeht, und in das G. maxillomandibulare, von welchem der R. maxillaris und mandibularis entspringen. Auch die Entwicklungsgeschichte hat, so weit sie untersucht ist, diese Ansicht nur bekräftigen können, denn sie lehrt, dass besonders bei Anamniern die Ganglien auch bei ihrer Anlage eine grosse Selbständigkeit zeigen und dass die mehr oder weniger enge Verschmelzung, wie sie uns meist im erwachsenen Thiere an G. semilunare entgegentritt, erst secundär sich ausbildet. Weiter zeigen die embryologischen Untersuchungen, dass, mögen sie auch hinsichtlich der Bildungsweise von einander abweichen, indem die

einen die Ganglien nur aus der Leiste, die andern nur aus der Epidermis oder aus beiden Quellen ableiten, für beide Ganglien der Entwicklungsmodus der gleiche ist und deshalb beide als homodynam anzusehen sind. Die vorliegende Untersuchung hat in Bezug auf den letzten Schluss für die Gymnophionen ein anderes und, wie mir scheint, auch für die Auffassung der beiden Ganglien nicht unwichtiges Resultat ergeben, sie hat nämlich gelehrt, dass das G. ophthalmicum nur aus der Epidermis seinen Ursprung nimmt, dagegen an der Bildung des G. maxillo-mandibulare nur die Ganglienleiste betheiligt ist.

Diese verschiedene Entstehungsweise ermöglicht es, die Darstellung für jedes Ganglion getrennt zu behandeln; da diejenige des ersten Ganglions Hinweise auf Entwicklungsstadien des zweiten verlangt, so lasse ich die Schilderung der Anlage des G. maxillo-mandibulare vorangehen.

I. Die Entwicklung des G. maxillo-mandibulare.

Die Darstellung beginne ich mit dem Stadium 7 [1] (Embryo mit 12 Segmenten). Das Medullarrohr ist im Kopfbezirk völlig geschlossen, doch lehrt der Befund, dass am rostralen Ende die Epidermis noch zapfenartig in das Dach des Rohrs eingesenkt ist, dass der Schluss erst kurz vorher erfolgt ist. Vielleicht ist damit auch die unregelmässige Anordnung der Zellen in der Mitte des Daches, welche sich im Bereich des künftigen Mittelhirns findet (Fig. 1—3), in Beziehung zu setzen, denn weiter caudad ist die Lagerung der Zellen eine regelmässige; jedenfalls scheint sie mir nicht durch die Anlage der Ganglienleiste bedingt zu sein. Ihr rostrales Ende liegt auf der Höhe der vordern Grenze des künftigen Mittelhirns, etwas hinter dem Querschnitt, welcher die Hinterwand der Anlagen der Augenblasen getroffen hat. Hier zeigt das Dach des Medullarrohrs folgende Verschiedenheiten. Seine seitlichen Theile sind stärker entwickelt und wölben sich etwas empor (Fig. 1 *gl*) und lassen auf eine hier beginnende Wucherung schliessen. Etwas weiter caudad (Fig. 2 und 3) tritt eine solche bereits deutlich hervor, indem die Zellen aus dem Dache zum Theil schon ausgewandert sind, ventrad zwischen Rohr und Epidermis vordringen, und auf der Höhe der

1) Ueber die Bezeichnung der Stadien vgl. meinen Beitrag 3 (1902), p. 4 Anm.

stärksten Entwicklung, welche im hintern Abschnitt der Leiste liegt, schon das Mesoderm erreichen (Fig. 3 *gl*), dessen Spitze etwas hinter dem Vorderende der Leiste sich findet.

Auf diesem Stadium stellt mithin die Leiste (Fig. A gl_1, S. 386) eine gewölbte Platte dar, welche, so weit eine sichere Bestimmung möglich ist, sich über das Gebiet des künftigen Mittelhirns erstreckt. Ihr caudaler Rand liegt etwas vor der Höhe des Querschnittes, welcher die Spitze der Seitenplatte trifft. Sie nimmt von vorn nach hinten an Umfang rasch zu, überall aber, soweit sie frei vorragt, ist sie nur zwei Zellenlagen dick. Nach der gegebenen Darstellung scheint es, als ob an ihrer Anlage nur die Seitentheile des Daches betheiligt seien, nicht auch die Mitte. Indessen findet dies, wie ich glaube, seine Erklärung dadurch, dass das Rohr sich hier erst kurz vorher geschlossen hat und die Mitte des Daches noch in der Ausbildung begriffen ist. Auf spätern Stadien kann ich wenigstens kein Anzeichen dafür finden, dass nur die Seitentheile betheiligt sind, sondern muss vielmehr, ebenso wie Dohrn (1902) für *Torpedo*, annehmen, dass das ganze Dach Zellen an die Leiste abgiebt. Eine Betheiligung der das Medullarrohr überlagernden Epidermis ist mit Sicherheit auszuschliessen, da die Grenze zwischen beiden stets scharf ausgebildet ist, und ebenso habe ich auf keinem Präparat gefunden, dass Zellen der Leiste auch zwischen Rohr und Mesoderm vordringen, und weiter bilden die Zellen auch nicht am dorsalen Rande des Mesoderms Ansammlungen, welche man als „primäre Ganglien" (Kupffer) bezeichnen könnte.

Verfolgt man die Querschnittsserie weiter caudad, so sieht man in der zunächst folgenden Strecke keine Veränderungen im Dache des Medullarrohrs, welche auf die Bildung einer Leiste hindeuten, aber kurz vor dem Anfang der noch plattenförmigen Anlage des Gehörorgans und ferner auf der Höhe des hintern Endes derselben ist je ein weiterer Theil Ganglienleiste in Bildung begriffen (Fig. A, gl_2 und gl_3). Die Leiste legt sich also auch bei den Gymnophionen wie bei fast allen Anamniern in drei Abschnitten an.

Etwas ältere Stadien (Fig. B, S. 386) zeigen in erster Linie ein stärkeres Wachsthum der Leiste an. Der vorderste Abschnitt (gl_1) ist jetzt in allen Theilen über den Rand des Medullarrohrs hinaus gewachsen, zeigt aber hinsichtlich der Dicke die gleichen Verschiedenheiten wie auf dem vorigen Stadium. In der rostralen Hälfte hat die Leiste das Mesoderm noch nicht erreicht, in der caudalen dagegen (Fig. 4, *gl*, Stad. 8 und Fig. 5, Stad. 11) wächst sie bereits zwischen Meso-

derm und Epidermis vor, ferner besteht sie in der erstern aus nur zwei Zellenlagen, in der letztern dagegen ist sie ausser am ventralen Rande 5—6 Schichten dick. Mit der verschieden schnellen Entwicklung der Theile der Leiste hängt weiter auch zusammen, dass

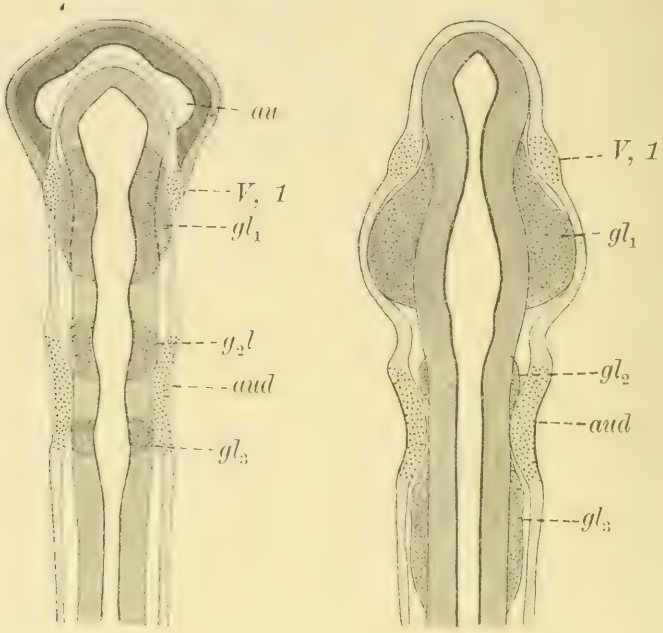


Fig. A. Fig. B.

Fig. A. Reconstruction aus Querschnitten, Embryo von *Hypogeophis rostratus*. Stad. 7. 54 : 1. *au* Anlage der Augenblasen, *aud* des Gehörorgans, *V, 1* Anlage des G. ophthalmicum, gl_1, gl_2, gl_3 Abschnitte der Ganglienleiste.

Fig. B. Reconstruction aus Querschnitten. Embryo von *Hypogeophis rostratus*. Stad. 9. Segm. 16. 54 : 1. Bezeichnungen wie Fig. A.

vorn ein Nachschub von Zellen aus dem Dach des Medullarrohres in gleicher Stärke wie früher erfolgt, während im hintern Theile die Leiste zwar auch noch überall in einem Contact mit dem Rohr ist, aber, wie die regelmässige Anordnung der Zellen des letztern schliessen lässt, die Wucherung ganz oder fast ganz ihr Ende erreicht hat.

Der zweite und dritte Abschnitt der Leiste (Fig. B, gl^2 und gl^3) treten jetzt auch deutlich im Bilde hervor, und der letztere hat an Ausdehnung in caudaler Richtung bedeutend gewonnen, doch werde ich auf ihre Gestaltung nicht weiter eingehen und sie von jetzt an nicht mehr berücksichtigen.

Bei einer Betrachtung der Figg. 4 und 5, welche Querschnitte durch die caudale Hälfte des ersten Abschnittes der Leiste darstellen, wird ein Unterschied in der Anordnung ihrer medialen und lateralen Zellen auffallen, nämlich der, dass die letztern einen deutlichen epithelartigen Verband besitzen, welcher bis zur ventralen Kante sich erstreckt, die erstern dagegen untergeordnet neben einander liegen. Dieser Unterschied scheint sich, wie die Figg. 1 und 2 zeigen, schon früh auszubilden. Vielleicht dürfte er auf eine verschieden schnelle Bewegung der lateral und medial liegenden Zellen der Leiste in ventraler Richtung hindeuten, vielleicht mag auch das Mesoderm eine Stauung der medialen Zellen bewirken. Die lateralen Zellen werden vorwiegend der Mitte des Daches des Medullarrohrs entstammen, die medialen mehr den Seitentheilen, doch dürfte dieser Unterschied eine verschiedene Bewerthung dieser Theile der Leiste nicht begründen. Dagegen ist darin vielleicht der Beginn einer Sonderung der Zellen derselben zu erblicken, welche später klarer hervortritt, nämlich in künftige Ganglienzellen und Mesenchymzellen. Die regelmässige Anordnung der lateralen Zellen ist in so fern aber wichtig, als sie mit Sicherheit erkennen lässt, dass die anliegende Epidermis keine Zellen an die Leiste abgiebt. Abgesehen von einer Stelle, auf welche ich im zweiten Theile der Arbeit näher eingehe, habe ich trotz sorgfältiger Durchsicht der Präparate nirgends in diesem Bezirke etwas von einer Wucherung finden können. Wohl ist die Epidermis hier dicker, sind die Zellen höher, sie liegt auch der Leiste sehr eng an, aber nirgends habe ich, weder auf diesen noch auf spätern Stadien, Veränderungen gesehen, welche auf ein Auswandern von Zellen oder auf Theilungen in radialer Richtung hinwiesen. Vereinzelt trifft man auf locale Verdickungen, welche, wie in Fig. 9, *ec*, eine Plakode vortäuschen, und man kann um so mehr zu einer solchen Auffassung verführt werden, als dieselben mitunter auf der innern Seite keine scharfen Grenzen zeigen, wie sonst die Epidermis, aber eine Prüfung der gegenüber liegenden Wand oder anderer gleich alter Embryonen lehrt, dass diese Verdickung nicht die Bedeutung einer Wucherung haben kann, sondern dass sie nur durch leichte Schrumpfung der Epidermis bei der Conservirung entstanden ist. Eine andere, regelmässig vorhandene Verdickung erwies sich dadurch herbeigeführt, dass die zwischen Epidermis und Medullarrohr und später zwischen erstere und Mesoderm einwuchernde Ganglienleiste eine Verschiebung der Epidermiszellen in der Weise bedingt, dass ihre Schicht im Bereiche der Leiste

verdünnt wird, ventrad dagegen anschwillt, und man kann besonders auf den ersten Stadien verfolgen, wie die dorsale Grenze dieser Verdickung zugleich mit der Leiste ventrad vorrückt. Endlich ist noch in Betracht zu ziehen, dass die Differenzirung der Epidermis in Deckschicht und Sinnesschicht ungleichmässig verläuft, dorsolateral später erfolgt als lateral und ventrolateral. Ich hebe diese Befunde deshalb besonders hervor, weil mir scheint, dass manche Forscher Verdickungen der Epidermis für Plakoden angesehen haben, welchen nicht ein solcher Werth zukommen dürfte; eine Unregelmässigkeit in der Lage der Epidermiszellen, eine Verdickung, ein Vorbuchten der innern Wand oder eine enge Anlagerung derselben an die Leiste ist noch nicht eine Plakode, hierfür müsste man den sichern Nachweis erbringen, dass Zellen aus dem Verbande der Epidermis nach innen ausgeschaltet werden, diesen vermisse ich aber in vielen Arbeiten, z. B. in denen Platt's, Kupffer's und Koltzoff's.

Das nächst ältere Stadium 12 lässt den Beginn wichtiger Differenzirungen in der bisher im Ganzen ziemlich gleichförmig erscheinenden Leiste deutlich hervortreten. Auf diesem Stadium sind 29 Segmente abgeschnürt, die Kopfbeuge der Gehirnanlage bereits weit vorgeschritten, 2 Schlundtaschenanlagen erreichen schon die Epidermis und haben das Mesoderm in Abschnitte gesondert, im vordern hat die schon auf dem vorigen Stadium (Fig. 5 *md*) erkennbare Mandibularhöhle an Ausdehnung gewonnen, und auch das die Musculatur des Kieferbogens liefernde Mesoderm ist abgrenzbar. Zur Erläuterung der Veränderungen der Leiste mögen 4 Querschnitte, von denen 3 (Fig. 6—8) sie im vordern Theile, einer (Fig. 9) in der Mitte des caudalen durchschnitten haben, dienen (*gl*). In Folge der Kopfbeuge wird die Leiste jetzt bereits vor den Augenblasen getroffen (Fig. 6 und 7), zum Theil ist dies allerdings auch darin begründet, dass der ventrale Theil der Leiste in den Vorderkopf hinein über den Vorderrand der Augenblasen hinaus etwas vorgewuchert ist. Die ersten Schnitte (Fig. 6) zeigen deshalb dorsal und ventral je ein Stück der Leiste, erst auf den folgenden (Fig. 7) sind beide in einem continuirlichen Zusammenhang. Wie die Figuren lehren, hat die Leiste gegen früher ventrad sich sehr ausgedehnt, indem sie jetzt bis zu den Augenblasen herabreicht. Sie ist mit dem Dach der Mittelhirnanlage noch in Verbindung, und, wenn auch Kerntheilungsfiguren erweisen, dass die Zellen der Leiste sich vermehren, so ist doch sehr wahrscheinlich, dass auch auf diesem Stadium das Dach noch immer Zellen an die Leiste abgiebt. Dies

ist aber nur im vordersten Theil der Fall; je weiter caudad man die Serie verfolgt, wird der Zusammenhang der Leiste mit dem Dach lockerer, es sind bald nur noch einzelne Zellen, welche eine Brücke bilden, die Anzeichen für eine Auswanderung von Zellen verschwinden, und auf den Schnitten, welche auf der Höhe der hintern Wand der Augenblasen gelegen sind (Fig. 9), ist jegliche Verbindung mit dem Dach gelöst, aber nicht mit dem Medullarrohr überhaupt. Denn der dorsale Rand der Leiste senkt sich zwar ventrad, bleibt aber stets in engster Berührung mit der lateralen Wand des Rohrs. Gleichzeitig mit der Veränderung der Lage tritt eine andere auf. Im vordern Theile (Fig. 6—8) ist die Leiste wie früher von geringer Dicke; meist trifft man 2 Zellenlagen an, nur ventral kann sie auch stärker sein, aber überall zeigen die Zellen, mögen sie auch zusammenhängen, eine weniger feste Anordnung. Dagegen im hintern Theile (Fig. 9 *gl* und Fig. D, S. 395) findet man jetzt einen rundlichen Haufen eng an einander gelagerter Zellen, welche mit seiner medialen Fläche der Mitte der lateralen Wand des Medullarrohrs wie angepresst erscheint. Ventralwärts ist die Umgrenzung weniger scharf, indem er hier continuirlich in den ventralen Theil der Leiste sich fortsetzt, der im Wesentlichen ein ähnliches, vielleicht etwas engeres Gefüge zeigt als der vordere. Verfolgt man die Serie noch weiter in caudaler Richtung, so sieht man, dass nur ventral die Leiste sich noch fortsetzt, zwischen Epidermis und Mandibularmesoderm eingelagert; die Leiste ist mithin ventral auch caudad vorgewachsen.

Wenn man die verschiedenen Bilder der Schnitte zusammenfasst, so ergiebt sich ein Gesammtbild von der Leiste auf diesem Stadium, wie es Fig. C, S. 390, eine Reconstruction aus Sagittalschnitten, zeigt. Die Leiste stellt jederseits eine breite, leicht convex gewölbte Platte dar, welche vom Medullarrohr zwischen Epidermis und Mesoderm sich ventrad bis zu der Augenblase, bezw. bis zur ventralen Körperwand des Embryos erstreckt. Sie hat etwa trapezförmige Gestalt, indem ihr ventraler Rand bedeutend breiter ist als der dorsale; der erstere reicht vorn bis in den Vorderkopf, hinten bis unter die erste Kiemenspalte oder bis fast zur Spitze der Seitenplatte, der dorsale Rand dagegen zeigt noch die gleiche Länge wie früher. Aber die Lage zum Medullarrohr hat sich verändert; er ist schief; vorn ist er noch in Berührung mit dem Dach, caudad aber senkt er sich bis zur Mitte des Rohres. Die Platte ist ungleich dick, indem im hintern dorsalen Theile sich eine schon ziemlich gut abgrenzbare kuglige Verdickung gebildet hat, welche die Epidermis

hier vorwölbt und daher auch bei der Betrachtung der Oberfläche des Embryos auffällt (vgl. meinen Beitrag II 1899). Auf guten Präparaten ist die Platte von den benachbarten Schichten, der Epidermis und dem Mesoderm, ohne Mühe abzugrenzen. Nirgends sieht man etwas von einer Vermischung der Zellen, so eng sie sich auch berühren. Im Falle günstiger Conservirung zeigen die Zellen der Leiste und des Mesoderms eine Verschiedenheit in der Färbung, indem die erstern dunkler erscheinen. Die Ursache ist darin zu

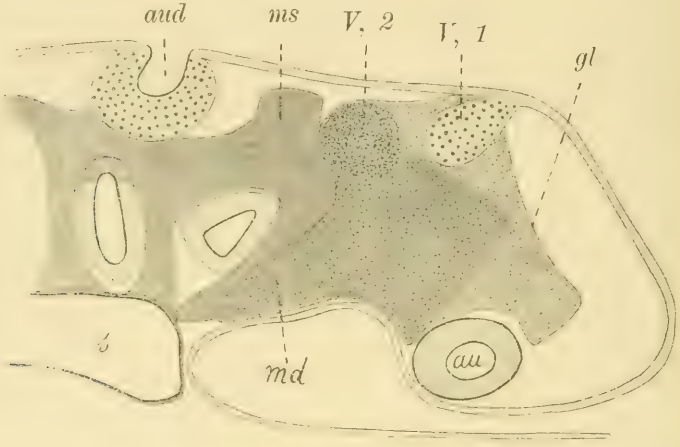


Fig. C.

Reconstruction aus Sagittalschnitten. Embryo von *Hypogeophis rostratus*. Stad. 12. 68 : 1.
au Augenblasen, *aud* Anlage des Gehörorgans, *gl* Ganglienleiste, *V, 1* Anlage des G. ophthalmicum, *V, 2* Anlage des G. maxillo-mandibulare, *ms* Mesoderm, *md* Mesoderm des Mandibularbogens, *s* Seitenplatte.

suchen, dass diese enger an einander gelagert sind und ihr Protoplasma dichter erscheint, während die Mesodermzellen lockerer angeordnet sind und bereits anfangen Fortsätze auszusenden. In einigen Fällen kommt noch eine andere Verschiedenheit in Betracht, nämlich der verschieden grosse Reichthum der Zellen an Dotterkörnern. Wie es PLATT (1894) für *Necturus* schildert, sind die Mesodermzellen reicher an Dotterkörnern als die Zellen der Leiste. Der Unterschied ist manchmal sehr auffallend, bei den meisten Embryonen war er aber in Folge des schon weiter vorgeschrittenen Verbrauchs der Dotterkörner wenig scharf ausgeprägt. Aber auch in den erstern Fällen war es nur das Gesammtbild, welches diese Verschiedenheit auffallend erscheinen liess, prüfte man dasselbe aber im Einzelnen,

so konnte man sowohl unter den Mesodermzellen einzelne dotterfreie finden als auch unter den Leistenzellen einzelne, welche dotterreicher waren. Der Unterschied hat mithin für die Abgrenzung der verschiedenen Zellenschichten nicht so grosse Bedeutung wie bei *Necturus*, und ich habe deshalb auch in den Zeichnungen die Dotterkörner fortgelassen.

Die Bedeutung der Gruppirung von Zellen zu einem dichten Haufen in der dorsalen caudalen Hälfte der Leiste tritt bald klar hervor. Sie stellt die Anlage des G. maxillo-mandibulare dar. Wenn man die bisher betrachteten Stadien in Bezug auf die Lage dieser Anlage vergleicht und dabei im Auge behält, dass die Mittelhirnanlage durch die Kopfbeuge an die Spitze des Vorderkopfs rückt, so scheint es, als ob die Anlage des Ganglions nicht nur, wie bereits erwähnt wurde, ventralwärts sich verschiebt, sondern auch etwas caudalwärts, denn sie liegt jetzt auf der Höhe des Anfangs des Rautenhirns. Mit dem Fortschreiten der Entwicklung setzt sich die Anlage allseitig immer schärfer von den übrigen Theilen der Leiste ab (Fig. 10 *V, 2*); sie erhält eine zur Gehirnaxe schiefe und etwas ventralwärts gerichtete Lage, und ihre fast kuglige Form geht in eine birnförmige über, und zwar hängt diese Veränderung mit der Anlage des N. maxillaris zusammen. Ohne auf die Frage der Entstehung der Nerven, welche eine besondere Behandlung erfordert, hier eingehen zu wollen, will ich nur hervorheben, dass an der Bildung des Nerven im Anfang und auch später Zellen der übrigen Theile nicht betheiligt sind, sondern dass er vielmehr aus dem Ganglion als ein Zellenstrang entsteht und zwischen den ventralen Theil der Leiste und das Mesoderm des Kieferbogens einwächst. Ein frühes Stadium giebt die Fig. 10*n* wieder. Fast gleichzeitig erkennt man auch, dass die der Wand des Medullarrohrs zunächst anliegenden Zellen, besonders die centralen, spindelförmige Gestalt annehmen und Ausläufer in das Rohr eindringen und so die Wurzel des Ganglions anlegen (Fig 22 *V, 2*). Etwas später wird der ventralen Wand desselben angelagert auch eine dünne motorische Wurzel sichtbar, doch habe ich noch nicht sicher feststellen können, ob die in ihr liegenden Zellen dem Medullarrohr oder dem Ganglion entstammen und in welcher Beziehung sie zum N. mandibularis steht; ich hoffe, diese Punkte später noch genauer klarlegen zu können.

Eine Zusammenfassung des über die Entstehung des G. maxillo-mandibulare Gesagten ergiebt mithin das sichere Resultat, dass

dasselbe nur aus der Ganglionleiste seinen Ursprung nimmt und zwar aus dem dorsalen Theil ihrer caudalen Hälfte, dass keine Plakode oder irgend welche noch so geringe Wucherung der Epidermis an seiner Bildung betheiligt ist.

Daran schliesst sich sofort die Frage an, was wird aus den andern Theilen der Leiste, welche nicht in das Ganglion eingehen, und wie ein Blick auf Fig. C, S. 390 lehrt, machen diese die Hauptmasse aus. Da das G. ophthalmicum aus einer ganz andern Quelle, wie der zweite Theil zeigen wird, seinen Ursprung nimmt, so kommt dieses hierbei nicht in Betracht. Ebenso sicher ist die Möglichkeit, dass Nerven, besonders der N. trochlearis, aus Zellen der Leiste sich bilden, wie einige Autoren für andere Formen angegeben haben, abzuweisen, weil nach den Untersuchungen Waldschmidt's (1887) und Burckhardt's (1891) ein N. trochlearis bei Gymnophionen fehlt; auch ich habe weder bei erwachsenen Thieren noch bei Embryonen bis jetzt eine Spur von ihm finden können. Und weiter endlich lässt sich auch dafür kein Anzeichen finden, dass die Zellen der Leiste zu Grunde gehen. Ihr Schicksal ist vielmehr folgendes. Was zunächst den vordern Theil betrifft, so wird die Verbindung mit dem Dach des Medullarrohrs bald gänzlich gelöst. Die lockere Fügung, welche dieser Theil schon auf den letzten Stadien zeigt, nimmt mehr und mehr dadurch zu, dass die Zellen wie die Mesodermzellen sich von einander trennen und Fortsätze aussenden, so dass sie ganz den Charakter von Mesenchymzellen annehmen. Sie vertheilen sich zugleich gleichmässiger im Vorderkopf zwischen Epidermis und Gehirnanlage. Für eine kurze Zeit lässt sich noch mit Sicherheit angeben, dass die z. B. auf den Figg. 16—20 (Stad. 16—18), welche Horizontalschnitte durch den Kopf darstellen, mit *gl* bezeichneten, rostral von den Ganglienanlagen liegenden, spindelförmigen Zellen der Ganglienleiste entstammen, später aber (Fig. 11, Stad. 22 und Fig. 21—23, Stad. 20—24) geht diese Sicherheit verloren, weil jetzt auch Mesodermzellen in den Vorderkopf eindringen und ganz das gleiche histologische Aussehen besitzen.

Eine ähnlich enge Beziehung zum Mesoderm gewinnt die Leiste im caudalen Theil, soweit sie nicht zum Aufbau des Ganglions Verwendung gefunden hat. Wie schon oben beschrieben wurde, wuchert die Leiste hier ventral- und caudalwärts zwischen Epidermis und Mesoderm, ihre Zellen erreichen bald die ventrale Wand der Epidermis und hüllen das Mesoderm des Kieferbogens, welches sich unter der Anlage der ersten Kiemenspalte bis zur Spitze der Seiten-

platte (Fig. C *md*) erstreckt, zunächst nur auf der lateralen Seite ein. Der Zusammenhang mit der Ganglionanlage, welcher bisher noch bestand, wird gelöst (Fig. 10 *gl*), und so erscheint die meist zwei Lagen starke Schicht dieser Leistenzellen als ein selbständiger Belag des Mesoderms des Kieferbogens. Aber ihr Gebiet erweitert sich noch, indem sie dasselbe auch ventral umwächst und schliesslich sogar auf die mediale Seite gelangt und so um das Mesoderm einen geschlossenen Mantel bildet. Der Horizontalschnitt Fig. 11, welcher etwas ventral von den Ganglienanlagen geführt ist, zeigt dieses Verhältniss. Da die Zellen der Leiste, *gl*, eine scharf abgegrenzte Platte bilden, so bereitet eine Unterscheidung von dem benachbarten Mesoderm keine Schwierigkeit. Die Figur lässt die grosse Ausdehnung der Platte sowie auch im caudalen Theil medial vom Mesoderm liegende Zellen derselben erkennen. Platt, Kupffer und Koltzoff leiten diese Zellen nicht oder nur zum Theil von der Ganglienleiste ab, nach ihnen ist vielmehr auch oder sogar allein die anliegende Epidermis betheiligt, indem Zellen aus ihr auswandern und sich dem Mesoderm zugesellen. Für eine derartige Ansicht habe ich auf meinen Präparaten, ebenso wie Buchs (1902), nicht die geringste Stütze finden können. Die Epidermis zeigt an keiner Stelle und auf keinem Stadium in dem in Betracht kommenden Bezirk Wucherungen oder Zeichen für ein Auswandern einzelner Zellen. Und ebenso wenig habe ich wider mein Erwarten einen Beweis dafür finden können, dass diese das Mesoderm einhüllende Schicht von letzterm sich abgesondert hat. Vielmehr führte ein wiederholtes sorgfältiges Verfolgen der verschiedenen Stadien immer wieder zu dem Resultate, dass alle Zellen dieser Schicht der Ganglienleiste zugehören, die so weit ventrad gewuchert ist. Dieses Resultat stimmt völlig überein mit demjenigen, welches Dohrn (1902) für *Torpedo* in neuester Zeit gewonnen hat. Auch in Bezug auf das weitere Schicksal dieser Schicht kann ich mich nur diesem Forscher anschliessen. Die Bilder sind derart ähnlich, dass ich fast die von Dohrn gegebenen Figuren hier einsetzen könnte, und, so fremdartig das Resultat berührt, muss ich doch einen Irrthum für ausgeschlossen halten und angeben, dass diese Zellenschicht, die zweifellos einen Theil der Ganglienleiste gebildet hat, an der Bildung des Mandibularbogens mindestens den Hauptantheil, vielleicht sogar den alleinigen hat. Eine Betheiligung des Mesoderms, die aber nur gering sein kann, möchte ich deshalb noch nicht völlig ausschliessen, weil auf spätern Stadien eine sehr enge Aneinanderlagerung beider Schichten stattfindet und histolo-

gische Unterschiede nicht sehr scharf sind. Weiter ist es möglich, dass am dorsalen vordern Rande dieser Platte (Fig. 10) auch Zellen sich ablösen und zu Mesenchymzellen wie die Zellen des vordern Theiles der Leiste werden. Da ich die Bildung des Mandibularbogens im Zusammenhang mit der der andern Theile des Visceralscelets beschreiben möchte, so verschiebe ich eine genauere Darstellung und Begründung des oben genannten Resultats auf einen spätern Beitrag. Ich möchte hier noch einen Punkt hervorheben. Platt hat diese Zellen der Leiste, bezw. der Epidermis, welche Gewebe liefern, die sonst nur dem Mesoderm zugeschrieben werden, als „Mesektoderm" bezeichnet, und Dohrn und Koltzoff haben diese Bezeichnung angenommen. Sie erscheint mir nicht glücklich gewählt. Es soll damit der Gegensatz dieses Mesoderms zu dem übrigen Mesoderm ausgedrückt werden, welches nach den Autoren noch immer als ein Product des Entoderms aufgefasst wird, weshalb Platt Anfangs auch dasselbe „Mesentoderm" genannt hat. Da bei den Gymnophionen, wie ich in einem frühern Beitrage gezeigt habe, und meiner Ansicht nach bei allen Wirbelthieren das Mesoderm zum Entoderm nicht die geringsten genetischen Beziehungen hat, sondern nur von animalen Zellen sich ableitet, so hat die Bezeichnung „Mesektoderm" im Gegensatz zum übrigen oder „Mesentoderm" keinen Sinn. Will man durch besondere Bezeichnungen dieses von der Leiste entstehende Mesoderm von dem bei der Keimblätterbildung gesonderten unterscheiden, so scheinen mir „primäres" und „secundäres" Mesoderm besser geeignet.

II. Die Entwicklung des Ganglion ophthalmicum.

Ein völlig anderes Bild der Entwicklung als das G. maxillomandibulare bietet das G. ophthalmicum. Die Anlage ist fast gleichzeitig, wenig später als die der Ganglienleiste erkennbar. Einige wenige Schnitte hinter demjenigen, welcher ihr rostrales Ende getroffen hat, also auch auf der Höhe des künftigen Mittelhirn, verdickt sich nahe der dorsolateralen Kante beiderseits die Epidermis (Fig. 2 *V 1*). Die Zellen sind hier höher und stehen etwas dichter, bilden aber auch nur eine Schicht. Diese wenig ausgedehnte Verdickung würde auf diesem Stadium kaum bemerkt werden, wenn man nicht schon ältere Stadien kennen gelernt haben würde. Denn schon auf dem Stadium 11 (Fig. 12 *V 1*) ist sie derart gross, [dass sie selbst bei schwacher Vergrösserung die Aufmerksamkeit auf sich

lenkt. Auch jetzt liegen die Zellen noch einschichtig, nur dadurch, dass die Kerne auf verschiedener Höhe liegen, wird eine Mehrschichtigkeit vorgetäuscht. Diese Verdickung oder Plakode — diese Bezeichnung ist hier zutreffend — verflacht sich zwar allseitig allmählich, ist aber doch schon ziemlich zu umgrenzen, jedenfalls ist das sicher, dass sie keine über einen grössern Bezirk sich ausdehnende Leiste bildet; auch im Oberflächenbilde des Embryos hebt sie sich, wie schon im zweiten Beitrag (1899) von mir geschildert wurde, als ein rundlicher Höcker ab. Ihre Ausdehnung übersieht man am besten auf Fig. A und B (*V 1*) S. 386.

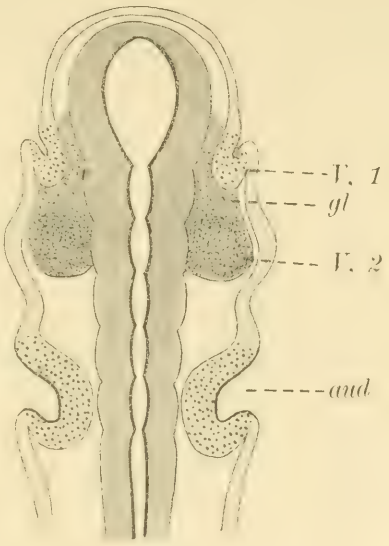


Fig. D.

Horizontalschnitt. Embryo von *H. alternans*. Stad. 12. 67:1. Bezeichnungen wie Fig. A—C.

Eine etwas radiäre Anordnung der Zellen zeigt den Beginn einer Einsenkung der Platte zu einer Grube an, die zuerst flach ist (Fig. 14), bald aber rasch sich vertieft (Fig. 13 und Fig. D). Da die Einsenkung schräg caudad erfolgt, so lassen sich die weitern Veränderungen besser auf Horizontalschnitten verfolgen als auf Querschnitten. Die grubenförmige Plakode besteht auch jetzt noch aus einem einschichtigen Cylinderepithel (Fig. 15), das Lumen ist zwar eng, aber deutlich. Die Schnitte zeigen meist, dass der caudalen Wand der Grube noch einige Zellen angelagert sind (Fig. 15), und dies könnte zu der Vermuthung führen, dass an ihrer Bildung auch noch andere Zellen, besonders der anliegenden Ganglienleiste, betheiligt sind, aber dies ist sicher nicht der Fall. Das Bild erklärt sich dadurch, dass der Schnitt die Grube etwas schief getroffen hat, da diese nicht genau horizontal liegt, sondern mit ihrer Längsaxe etwas schief ventral gerichtet ist. Dass von der Ganglienleiste keine Zellen sich derselben anschliessen, lassen besonders Querschnitte klar erkennen, so z. B. die drei Schnitte, welche in Fig. 6—8 (*V 1*) wiedergegeben sind, von denen der erste die Einsenkungsstelle, der zweite die Plakode auf der Höhe ihrer grössten Breite und der dritte ihre

caudale Wand getroffen hat. Auf diesen wie auf andern sieht man, wie die Leiste an der Plakode vorbeizieht und wie die letztere überall von ihr scharf abgesetzt ist. Auch die Verdickung der Epidermis ventral von der Plakode (Fig. 7) ist nicht als eine Wucherung zu deuten, sondern ihre Entstehung ist nur auf eine Zusammenschiebung der Zellen durch die Plakode zurückzuführen.

In der Epidermis beginnt jetzt aber eine andere Differenzirung hier mehr, dort weniger klar hervorzutreten, welche auch für die weitere Entwicklung und die Auffassung der Plakode wichtig ist, nämlich die Sonderung in eine Deck- und Sinnesschicht (Fig. 15). Die erstere wuchert bald gegen die Oeffnung der Grube, besonders von der ventralen Seite aus, vor und überdacht sie, und indem zugleich auch die Ränder der Grube sich zusammenschliessen, erfolgt ein Abschluss von der Aussenwelt und eine Umbildung zu einem Bläschen (Fig. 16). Indessen löst sich dasselbe noch nicht von der Epidermis, sondern es bleibt, wie die Figg. 16, 17, 20—23 *V 1* lehren, noch lange in Continuität mit derselben, aber nur mit der Sinnesschicht. Daraus ist wohl zu schliessen, dass auch weiterhin die Epidermis Zellen an die Plakode abgiebt, wenn auch ihre Zellen sich ebenfalls vermehren. Querschnitte, welche durch den caudalen Theil der Plakode geführt sind, zeigen natürlich ein von der Epidermis völlig abgetrenntes Bläschen, dessen von Anfang an enges Lumen nur in seltenen Fällen (Fig. 17, 18) auf diesem Stadium noch offen gefunden wurde. Die radiäre Anordnung der Zellen lehrt aber in allen Fällen, dass der Schluss des Grübchens erst kurze Zeit vorher erfolgt ist (Fig. 19). Die Figg. 18 und 19 zeigen auch wieder, dass die Ganglienleiste in keiner Beziehung zu der Plakode steht.

Zum Theil durch fortdauernden Nachschub von Zellen aus der Sinnesschicht der Epidermis, zum Theil durch eigenes Wachsthum wird die Plakode grösser, und indem die radiäre Anordnung ihrer Zellen im caudalen Theile sich mehr und mehr verliert, gewinnt sie das Aussehen eines soliden, zapfenartig caudad und etwas ventrad gerichteten Auswuchses der Epidermis. Wie Fig. 20 zeigt, findet sich bei ihr eine ähnliche Anordnung wieder wie bei der Ganglienleiste, das heisst auf der einen, hier auf der medialen Seite bilden sie eine epithelartige Schicht, auf der lateralen dagegen liegen sie unregelmässig neben einander. Da die erstern viel klarer einen Uebergang in die Sinnesschicht der Epidermis zeigen als die letztern (Fig. 21), so mögen sie vielleicht vorwiegend aus dieser entstanden sein, während die lateralen fast ganz oder nur durch

Theilung sich vermehren. Eine weitere Bedeutung scheint mir aber dieser Verschiedenheit ebenso wenig wie der gleichen bei der Ganglienleiste nicht zuzukommen.

Ein weiteres Auswachsen führt die Plakode bald zur Berührung mit der Anlage des G. maxillo-mandibulare, und zwar trifft sie auf diese mehr medialwärts (Fig. 20). Von diesem Stadium an beginnt auch eine histologische Differenzirung der Zellen hervor zu treten, indem sie sich strecken und damit auch der ganzen Plakode

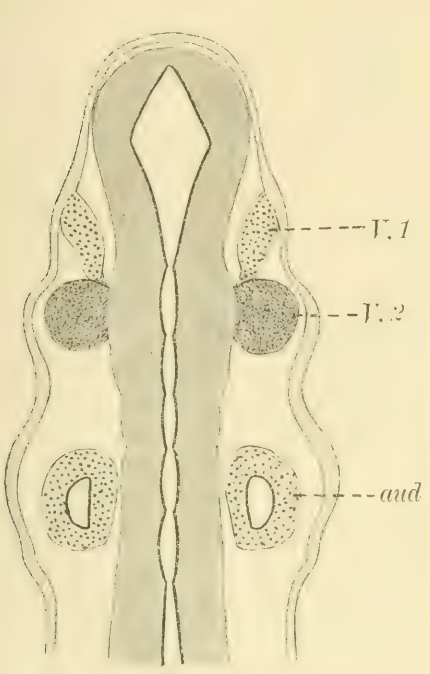


Fig. E.

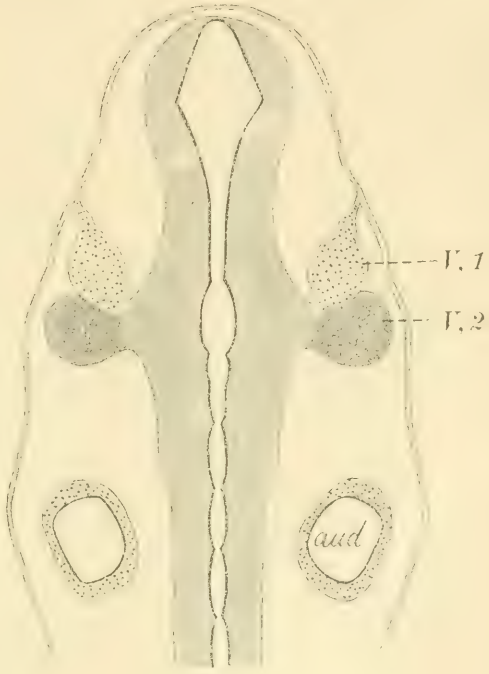


Fig. F.

Fig. E. Horizontalschnitt. Embryo von *H. alternans*. Stad. 20. 67 : 1.
Fig. F. Horizontalschnitt. Embryo von *H. rostratus*. Stad. 23. 54 : 1.

eine spindelförmige Gestalt geben. Das caudale Ende zieht sich besonders spitz aus und keilt sich in den Winkel zwischen dem Medullarrohr und der Anlage des zweiten Ganglions (Fig. 21 und Fig. E *V, 1*) ein, und etwas später sieht man Fasern gegen das erstere vor- und dann in dasselbe eindringen und zwar auf fast gleicher Höhe und gleichzeitig mit den Fasern des G. maxillo-mandibulare. Damit ist die Wurzel auch des G. ophthalmicum ge-

bildet (Fig. 22). Bald nachher, aber bei verschiedenen Embryonen etwas wechselnd, wird auch die Verbindung mit der Sinnesschicht der Epidermis, welche zuletzt (Fig. F und Fig. 23 *V. 1*) nur noch als ein dünner Strang bestand, gelöst. Da die Zellen desselben protoplasmareicher sind und daher auf den Präparaten dunkler erscheinen als die anliegenden Mesenchymzellen, so lässt sich die

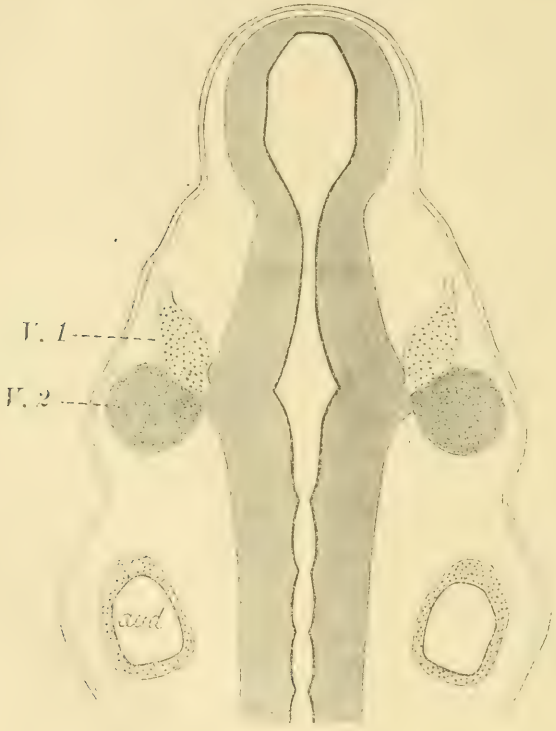


Fig. G.
Horizontalschnitt. Embryo von *H. rostratus*. Stad. 25. 67 : 1.

Verbindung bis zum Schluss leicht verfolgen. Man könnte vermuthen, dass dieselbe die Anlage des N. ophthalmicus profundus oder wenigstens die Bahn für denselben bilde, dies trifft aber nicht zu, vielmehr entsteht dieser etwas ventral von der Verbindung als ein zelliger Auswuchs des Ganglions, welcher dann rostrad, ohne engere Beziehung zur Epidermis zu gewinnen, auswächst (Fig. G).

Die spätern Stadien führen allmählich zu dem definitiven Zustand über, der im Wesentlichen nur dadurch von dem zuletzt betrachteten sich unterscheidet, dass die Ganglien sich enger an einander lagern und schliesslich als ein einziges, als das G. semilunare, erscheinen; auch die sensiblen Wurzeln erscheinen wie eine einzige, doch lässt eine Untersuchung auf Schnitten die Doppelnatur des Ganglions noch deutlich hervortreten.

Die vorliegende Untersuchung hat als wichtigstes Ergebniss den Nachweis eines ganz verschiedenen Ursprungs der beiden Trigeminus-Ganglien geliefert: das G. ophthalmicum entwickelt sich nur aus der Epidermis ohne irgend welche Betheiligung der Ganglienleiste, das G. maxillo-mandibulare dagegen entsteht nur aus der Ganglienleiste ohne irgend welche Betheiligung der Epidermis. Dieses Resultat entscheidet meiner Ansicht nach die Frage, ob der Trigeminus ein einheitlicher Nerv ist oder dimer oder polymer, im Sinne der Ansicht Van Wijhe's, dass er sich aus zwei Theilen aufbaut, die ursprünglich von einander unabhängig gewesen sind, so dass wir in den Fällen, in welchen die beiden Ganglien völlig getrennt sind, das primitive Verhältniss vor uns haben, dagegen ihre Verschmelzung zum G. semilunare als secundär zu beurtheilen ist.

Während dieser Schluss aus der Art der Entstehung wohl kaum auf einen Widerspruch stossen wird, dürfte es in Bezug auf einen weitern wohl der Fall sein. Die bisherigen Untersuchungen über die Entwicklung der Trigeminus-Ganglien haben, wie bereits in der Einleitung hervorgehoben wurde, so verschiedene Resultate sie auch in Bezug auf die Herkunft des Materiales, das sie aufbaut, gewonnen haben, doch das eine übereinstimmend, dass beide Ganglien auf eine und dieselbe Weise sich anlegen entweder nur aus der Ganglienleiste oder nur aus der Epidermis, bezw. ihren Abkömmlingen oder aus beiden. Daraus ergab sich der Schluss als begründet, dass beide Ganglien homodynam seien. Ist aber dieser Schluss noch aufrecht zu erhalten Angesichts der mitgetheilten Thatsache, dass das erste nur aus der Epidermis wie ein Sinnesorgan entsteht, das zweite dagegen in der Anlage einem Spinalganglion gleicht? Würde man nur diese Entstehungsweise kennen, oder wäre sie bei verschiedenen Formen nachgewiesen, so würde man wohl die Frage verneinen müssen. Nun aber liegen Beobachtungen von Platt, Kupffer und Koltzoff

vor, welche lehren, dass bei *Necturus* und bei *Petromyzon* jedes Ganglion zum Theil aus der Leiste, zum Theil aus einer Plakode entsteht. Und ähnlich lauten die Angaben für die übrigen dorsalen Ganglien des Kopfes. Auf diese embryologischen Befunde hat Kupffer eine ähnliche Ansicht wie Retzius auf die ausgebildeten Verhältnisse begründet, dass nämlich die Plakoden die Bedeutung primärer Sinnesorgane der Haut hätten, welche entweder, wie die Riechplakoden, ihre Lage in derselben bewahrt oder sich in die Tiefe verlagert und zu Ganglien umgebildet hätten, während ihre Function als Sinnesorgane bei den meisten aufgegeben worden sei. Dieser Anschauung zu Folge würde eine Ausbildung der Ganglien nur aus der Epidermis dem primären Entwicklungsmodus am nächsten stehen, dagegen eine Entstehung nur aus der Leiste den secundären vollendet darstellen und eine solche aus beiden Quellen, wie von jenen Forschern angegeben wird, als eine Zwischenstufe aufzufassen sein. Die Gymnophionen würden mithin das sonderbare Bild zeigen, dass das eine Ganglion noch primitive Verhältnisse darbietet, das andere dagegen das andere Extrem. Diese Auffassung, welche sich meiner Ansicht nach nothwendig ergeben muss, wenn man sich auf den Boden der obigen Anschauung stellt und die Resultate jener Forscher als richtig anerkennt, muss fremdartig berühren. Denn die Verlagerung des Entstehungsortes eines Sinnesorgans von der Epidermis auf das Medullarrohr in Theilen und auch das ungleiche Verhalten der beiden Ganglien bei diesem Process ist nicht verständlich, zumal wie beim G. ophthalmicum nur ein Nerv aus dem Ganglion seinen Ursprung nimmt, obwohl es sich aus zwei Theilen aufbauen soll, einer Plakode und der Ganglienleiste, welche als zwei völlig verschiedenartige Anlagen streng aus einander gehalten werden müssen.

Es will mir aber scheinen, als ob man die bisherigen Beobachtungen über die Entstehung eines jeden Ganglions aus einer doppelten Quelle noch nicht als entscheidend ansehen könne. Bei sorgfältiger Prüfung der Angaben und der Figuren jener Autoren muss sich jedem der Gedanke aufdrängen, dass dieselben durch den Nachweis, dass die Epidermis bei der Bildung von Nerven oder Ganglien betheiligt ist, verführt, Verdickungen der Epidermis, schiefe Zelltheilungen, Unregelmässigkeiten der Wandungen, enge Aneinanderlagerung der Leiste an die Epidermis und dergleichen Bilder mehr für Plakoden angesehen und als Beweise für eine Betheiligung der Epidermis auch an dem Aufbau von Ganglien beurtheilt haben. Ein

ähnliches Bild zeigen ja auch die Untersuchungen, welche die Frage der Betheiligung der Epidermis und der Ganglienleiste an der Mesenchymbildung betreffen. Zuerst wandelte sich nur ein Theil der Leiste in Mesenchym um, dann lieferte sie nur solches, dagegen keine Ganglien, und nach andern sollte dann auch die Epidermis an der Bildung dieser Schicht grossen Antheil nehmen. Ebenso wie man hier meiner Ansicht nach entschieden zu weit gegangen ist, indem die Epidermis wahrscheinlich überhaupt kein Mesenchym bildet und von der Ganglienleiste nur ein, allerdings ziemlich bedeutender, Theil, ebenso scheint man wenigstens in Bezug auf die Entstehung der Trigeminusganglien die verschiedenen Plakoden und die Producte der Leiste nicht genügend aus einander gehalten zu haben und zum Theil eine zu grosse Zahl von Plakoden anzunehmen. Es kann wohl nicht zweifelhaft sein, dass bei *Necturus* (Platt 1894), *Petromyzon* (Kupffer 1894, 1895, Koltzoff 1902) eine dorsolateral gelegene Epidermisverdickung, welche der Ophthalmicus-Plakode, wie ich die des ersten Trigeminusganglions kurz nennen will, homolog ist, vorhanden ist, und vielleicht auch bei *Bdellostoma* (Kupffer 1900), bei Anuren (Corning 1899) und *Salmo* (Goronowitsch 1898). Aber nicht genügend bewiesen scheint mir die Angabe, dass an der Bildung des ersten Ganglions auch die Leiste und bei der des zweiten ausser der Leiste auch eine Plakode Antheil hat. Die Figuren zeigen meist nur Verdickungen der Epidermis oder fertige Ganglienanlagen, ihre Entstehung aus der Leiste und jenen Verdickungen wird nur angenommen. Zum Theil sind die Deutungen nicht einwandfrei. So z. B. liegt die Plakode II bei Ammocoetes (Kupffer 1895) auf fig. 11 dorsolateral, auf fig. 13 dagegen mehr ventral an der lateralen Seite der Epidermis; es muss deshalb fraglich erscheinen, ob beide Plakoden dieselben sind. Zum Theil scheinen mir Kupffer und auch Koltzoff durch die enge Anlagerung der Leiste an die Epidermis zu der Annahme einer Betheiligung der letztern veranlasst zu sein. Weiter möchte ich hervorheben, dass für die Untersuchung nur Querschnitte und Sagittalschnitte verwendet sind, nicht auch Horizontalschnitte. Dadurch dass die Ophthalmicusplakode caudad gegen das Medullarrohr vorwächst und mit dem caudalen Ende der Anlage des G. maxillo-mandibulare sich eng anlagert, können Querschnitte leicht zu Täuschungen Anlass geben, derart, dass der Theil der Plakode, welcher mit der Epidermis noch lange in Verbindung bleibt, für die Plakode des G. ophthalmicum gehalten wird, der caudale dagegen für einen Theil des G.

maxillo-mandibulare, und dass ferner die Leiste und Ophthalmicus-placode nicht genügend aus einander gehalten werden. Zu diesen Bedenken werde ich besonders noch deshalb veranlasst, weil bei den Gymnophionen die Verhältnisse so klar liegen und ich nicht glaube, dass in einem so wichtigen Punkte dieselben isolirt dastehen. Erneute Untersuchungen, welche speciell auf die Entstehung der Trigeminusganglien gerichtet sind, müssen entscheiden, ob ich im Rechte bin, den erhaltenen Resultaten eine allgemeine Bedeutung beizulegen, und ob die geäusserten Bedenken begründet sind oder nicht. Sollte der Ursprung der Ganglien auch bei andern Formen ein ähnlich verschiedener sein, so ist die Ansicht der Homodynamie derselben nicht mehr aufrecht zu erhalten. Es würde daraus folgen, dass ebenso wie der Olfactorius und Opticus auch der Ophthalmicus profundus und vielleicht noch andere eine andere Bewerthung verlangen als die übrigen Kopfnerven, und vielleicht wird eine derartige Scheidung auch noch eine Homodynamie mancher Kopfganglien mit Spinalganglien, welche neuerdings von mehreren Seiten in Zweifel gezogen wird, wieder mehr begründet erscheinen lassen.

Neue Untersuchungen sind auch erforderlich, um die Frage, wie viele Plakoden anzunehmen sind, zu entscheiden und eine strengere Unterscheidung dieser Anlagen herbei zu führen, denn bisher werden nur zu oft dorsolaterale, epibranchiale und solche Verdickungen, welche nur Nerven den Ursprung geben, nicht genügend aus einander gehalten. Einen kleinen Beitrag auch für die Lösung dieser Fragen liefert die vorliegende Arbeit. Denn sie lässt die Stellung der Ophthalmicus-Plakode zu andern Organen sicher bestimmen und zwar in Uebereinstimmung mit den Anschauungen von Retzius und Kupffer. Wenn man die Textfiguren, welche die wichtigsten Entwicklungsstadien des G. ophthalmicum und des Gehörorgans wiedergeben, übersieht, so muss einem sofort die gleichzeitige und gleichartige Entwicklung beider auffallen. Beide Anlagen liegen auf gleicher Höhe, die eine im Bereich des Mittelhirns, die andere im Bereich des Rautenhirns, beide durchlaufen die Stadien einer einschichtigen Platte, einer Grube und eines Bläschens, ja die Uebereinstimmung zeigt sich auch noch in Einzelheiten. Ebenso wie das Medullarrohr bei Gymnophionen bilden auch diese beiden Organe zunächst eine einschichtige, aus hohen Cylinderzellen bestehende Platte, erst nach der Einsenkung differenzirt sich die Epidermis in Deck- und Sinnesschicht, und von diesem Zeitpunkt an zeigen beide

nur noch Beziehungen zur Sinnesschicht.[1]) Einen gleichen Entwicklungsgang bietet im Princip das Geruchsorgan. Deshalb scheint es nur sicher, dass alle drei Organe homodynam sind, so dass jedem primären Hirnbläschen ein Sinnesorgan der Haut ursprünglich zugehört hat, und vielleicht mag hiermit die primäre Gliederung der Gehirnanlage in Beziehung zu setzen sein. Die drei Organe haben dann ein verschiedenes Schicksal erfahren, indem, wie Retzius und Kupffer schon gezeigt haben, das Geruchsorgan die primäre Gestaltung und Lage am treuesten bewahrt, das Gehörorgan sich in sein Ganglion und ein secundäres Sinnesorgan differenzirt hat und das Ophthalmicus-Organ nur als Ganglion, das sich in die Tiefe verlagert hat, erhalten geblieben ist. Sehr wichtig würde es sein, zu untersuchen, ob das Acusticus-Ganglion sich aus der Ganglienleiste entwickelt oder, wie manche Autoren, z. B. Kupffer und Koltzoff, angeben, zum Theil oder ganz aus der Wand der Gehöranlage.

Marburg, Juli 1903.

1) Peter (1901) hat die Richtigkeit meiner Darstellung der Anlage des Gehörorgans, welche ich im zweiten Beitrag (1899) gegeben habe, bestritten. Nach ihm soll dasselbe „nach dem bei *Triton* beschriebenen Modus unterhalb der Umhüllungshaut allein aus der Sinnesschicht entstehen; ein offenes Ohrbläschen existirt nicht, und was an den Zeichnungen von Sarasin und Brauer als Grübchen erscheint, ist nur der durch das Epithel durchscheinende Hohlraum der geschlossenen Blase". Dem gegenüber kann ich nur betonen, dass meine Zeichnungen und meine Angaben die Verhältnisse richtig wiedergeben.

Literatur.

Ahlborn, F. (1883), Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten, in: Z. wiss. Zool., V. 39.

— (1884), Ueber den Ursprung und Austritt der Hirnnerven von Petromyzon, ibid., V. 40.

Allis, E. P. (1897), The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in Amia calva, in: J. Morph., V. 12.

Beard, J. (1886), The system of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsida, in: Quart. J. microsc. Sc. (2), V. 26.

— (1888), Morphological studies No. 2. The development of the peripheral nervous system of Vertebrates. P. 1. Elasmobranchii and Aves, ibid., V. 29.

Brauer, A. (1897), Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen, I., in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat.

— (1899), Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen, II., ibid., V. 12, Anat.

— (1902), Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen, III., ibid., V. 16, Anat.

Buchs, G. (1902), Ueber den Ursprung des Kopfskelets bei Necturus, in: Morph. Jahrb., V. 29.

Burckhardt, R. (1891), Untersuchungen am Gehirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis, in: Z. w. Zool., V. 52.

Cole, F. J. (1896), On the cranial nerves of Chimaera monstrosa, in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, V. 38.

Corning, H. K. (1899), Ueber einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren, in: Morph. Jahrb., V. 27.

Dohrn, A. (1888), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, 13., in: Mitt. zool. Stat. Neapel, V. 8.

Dohrn, A. (1890), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, 15., ibid., V. 9.

— (1891), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, 16., ibid., V. 10.

— (1891 a), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, 17., ibid., V. 10.

— (1901), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, 18.—21., ibid., V. 15.

— (1902), Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, 22., ibid., V. 15.

Froriep, A. (1885), Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmusculatur, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt., 1885.

— (1891), Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven, in: Verh. Anat. Ges. (München).

— (1901), Ueber die Ganglienleisten des Kopfes und des Rumpfes und ihre Kreuzung in der Occipitalregion, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. Abt.

— (1902), Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes, in: Verh. Anat. Ges., 16. Vers.

Goronowitsch, N. (1888), Das Gehirn und die Cranialnerven von Acipenser ruthenus, in: Morph. Jahrb., V. 13.

— (1893), Untersuchungen über die Entwicklung der sog. „Ganglienleisten" im Kopfe der Vögelembryonen, ibid., V. 20.

— (1893 a), Weiteres über die ektodermale Entstehung von Skeletanlagen im Kopfe der Wirbelthiere, ibid.

— (1898), Untersuchungen über die erste Anlage der Cranialnerven bei Salmo fario, in: Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, V. 16.

Haller, B. (1898), Vom Bau des Wirbelthiergehirns, 1. Th., Salmo und Scyllium, in: Morph. Jahrb., V. 26.

Kastschenko, N. (1888), Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos, in: Anat. Anz., V. 3, No. 16.

Koltzoff, N. K. (1902), Entwicklungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon planeri, in: Bull. Soc. Natural. Moscou, V. 15.

Kupffer, C. (1890), Die Entwicklung von Petromyzon planeri, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 35.

— (1891), Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten, in: Verh. Anat. Ges. (München).

— (1894), Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten, Heft 2, München u. Leipzig.

— (1895), Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten, Heft 3, München u. Leipzig.

Kupffer, C. (1900), Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten, Heft 4, München u. Leipzig.

Lenhossek, M. (1891), Die Entwicklung der Ganglienanlagen beim menschlichen Embryo, in: Arch. Anat. Physiol, Anat. Abt. 1891.

Neal, H. V. (1898), The segmentation of the nervous system in Squalus acanthias, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 31.

Peter, K. (1901), Der Einfluss der Entwicklungsbedingungen auf die Bildung des Centralnervensystems und der Sinnesorgane bei den verschiedenen Wirbelthierklassen, in: Anat. Anz., V. 19.

Pinkus, F. (1895), Die Hirnnerven des Protopterus annecteus, in: Morph. Arb., Schwalbe, V. 4.

Platt, J. B. (1891), A contribution to the morphology of the Vertebrate head, based on a study of Acanthias vulgaris, in: Journ. Morph., V. 5.

— (1894), Ontogenetische Differenzirung des Ektoderms in Necturus, 1 Stud., in: Arch. mikrosk. Anat., V. 45.

— (1896), Ontogenetic differentiations of the ectoderm in Necturus, St. II., in: Quart. J. microsc. Sc., N. S. V. 38.

— (1898), The development of the cartilaginous skull and of the branchial and hypoglossal musculature in Necturus, in: Morph. Jahrb., V. 25.

Rabl, C. (1889), Theorie des Mesoderms, ibid., V. 15.

— (1894), Ueber die Herkunft des Skelets, in: Verh. anat. Ges., 8. Vers.

Retzius, G. (1892), Ueber die neuen Principien in der Lehre von der Einrichtung des sensiblen Nervensystems, in: Biol. Unters. (N. F.), V. 4.

Schauinsland, H. (1903), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbelthiere, in: Zoologica, Heft 39.

Strong, O. S. (1895), The cranial nerves of Amphibia, in: Journ. Morph., V. 10.

Van Wijhe, J. W. (1882), Ueber das Visceralskelet und die Nerven des Kopfes der Ganoiden und von Ceratodus, in: Niederl. Arch. Zool. V. 5.

— (1883), Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes, in: Verh. Akad. Wet. Amsterdam.

Waldschmidt, J. (1887), Zur Anatomie des Nervensystems der Gymnophionen, in: Jena. Z. Naturw., V. 20.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein gültige Buchstaben.

au Augenblasen
ec Ektoderm
en Entoderm
gl Ganglienleiste
md Mandibularhöhle
mes Mesenchym
mr Medullarrohr
ms Mesoderm
n Anlage des n. maxillaris
V_1 und V_2 Anlage des ersten Ganglions des Trigeminus (G. ophthalmicum) und des zweiten (G. maxillo-mandibulare).

Tafel 21 u. 22.

Vergr. für alle Figuren: Zeiss C, Oc. 2.

Fig. 1—3. Querschnitte durch den ersten Abschnitt der Ganglionleiste eines Embryos von *Hypogeophis alternans*. Stad. 7, 12 Segmente.

Fig. 4. Querschnitt durch den caudalen Theil des ersten Abschnittes der Ganglienleiste (Anlage des zweiten Trigeminus-Ganglions). Embryo von *Hypogeophis alternans*. Stad. 8, 14 Segmente.

Fig. 5. Querschnitt durch den caudalen Theil des ersten Abschnittes der Ganglienleiste eines Embryos von *Hypogeophis alternans*. Stad. 11.

Fig. 6—9. Querschnitte durch den ersten Abschnitt der Ganglienleiste und durch die Anlage des Ganglion ophthalmicum. Embryo von *Hypogeophis rostratus*. Stad. 12, 29 Segmente.

Fig. 10. Querschnitt durch das G. maxillo-mandibulare eines Embryos von *Hypogeophis rostratus*. Stad. 18.

Fig. 11. Horizontalschnitt durch den Kopf eines Embryos von *Hypogeophis rostratus*. Stad. 22.

Fig. 12. Querschnitt durch die Anlage des G. ophthalmicum des Embryos Fig. 5. Stad. 11.

Fig. 13. Querschnitt durch die Anlage des G. ophthalmicum eines Embryos von *H. rostratus*. Stad. 11, 22 Segm.

Fig. 14 wie Fig. 13. Stad. 11, 24 Segmente.

Fig. 15. Horizontalschnitt durch die Anlage des G. ophthalmicum. Embryo von *H. rostratus*. Stad. 12.

Fig. 16 wie Fig. 14. Stad. 16, 33 Segmente.

Fig. 17 wie Fig. 15. Stad. 18.

Fig. 18. Querschnitt durch die Anlage des G. ophthalmicum. Embryo von *H. rostratus*. Stad. 16.

Fig. 19 wie Fig. 18.

Fig. 20—23. Horizontalschnitte durch die Anlage der beiden Trigeminus-Ganglien. *H. rostratus*. Fig. 20: Stad. 18; Fig. 21: Stad. 20; Fig. 22: Stad. 24; Fig. 23: Stad. 23.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Ueber die phylogenetische Bedeutung der Sehorgane des Amphioxus.

Von

Th. Boveri in Würzburg.

Hierzu 10 Abbildungen im Text.

Vor 5 Jahren hat R. Hesse (1898) die schon lange bekannten schwarzen Pigmentflecke, welche sich theils dicht gedrängt, theils mehr vereinzelt fast durch die ganze Länge des Neuralrohrs des Amphioxus erstrecken, eingehend untersucht und ist dabei zu dem Ergebniss gelangt, dass diese Bildungen als Organe der Lichtempfindung anzusehen sind. Was bei schwacher Vergrösserung als Pigmentfleck erscheint, stellt sich bei genauer Analyse als ein Compositum von 2 Zellen [1]) dar, einer schalen- oder becherartig geformten, bald flachern, bald tiefern Pigmentzelle und einer in den Hohlraum dieser schwarzen Schale eingebetteten „Sehzelle", die sich auf ihrer freien Seite in einen Nervenfortsatz auszieht. Diejenige Fläche der Sehzelle, die gegen den Pigmentbecher gerichtet ist, trägt einen zarten Stiftchensaum. Das ganze Gebilde ist in seiner Form und Structur dem von Hesse (1897) beschriebenen Auge gewisser Plathelminthen, speciell dem von *Planaria torva*, so ähnlich und die Vertheilung im Rückenmark entspricht so gut den

1) Vgl. hierzu S. 415.

Resultaten der Belichtungsversuche an ganzen und zerschnittenen Thieren[1]), dass der Schluss von Hesse, dass in diesen Pigmentflecken die Sehorgane unseres Thieres gefunden seien, so gut begründet ist, wie dies für irgend ein einfaches Lichtempfindungsorgan bei einem tief stehenden Organismus überhaupt möglich erscheint.

Was die genauere Anordnung der „Becheraugen" bei unserm Thier anlangt, so liegen sie nach den Angaben Hesse's und den gleichzeitigen Mittheilungen von Heymans u. Van der Stricht (1898) zu beiden Seiten und ventral vom Centralcanal, und zwar dem Lumen fast angelagert. In Fig. A ist dieses Verhalten in etwas schematisirter Weise wieder gegeben; typischer Weise erscheinen auf dem Querschnitt drei Augen, zwei seitliche und ein medianes. In der Längsrichtung des Thieres sind sie zu Gruppen geordnet, welche den einzelnen Muskelsegmenten entsprechen; sie beginnen mit dem dritten Muskelsegment, auf welches aber jederseits nur zwei Augen treffen. Vom vierten Segment an, wo sie viel zahlreicher sind, konnte Hesse in einer Gruppe jederseits etwa 25 zählen. „Nach der Mitte zu nimmt die Zahl mehr und mehr ab und ist in der hintern Körperhälfte viel geringer als in der vordern; gegen das Schwanzende hin findet man häufig nur ein Auge in einem Segment, öfters gar keines" (Hesse, p. 363). Sehr merkwürdig ist die Orientirung der einzelnen Augen: die ventral vom Centralcanal gelegenen sehen nach unten, die der rechten Seite gleichfalls nach unten, die der linken nach oben. Doch kommen, wie Hesse für das dritte Segment beobachtet hat, genau seitlich gerichtete Augen vor, entsprechend der Fig. A, und dass solche bei manchen Individuen auch weiter hinten nicht selten sind, zeigen mir eigene Präparate. Es erscheint nach diesen Variationen nicht ausgeschlossen, dass die Augen zu einer gewissen Drehung befähigt sind.

Als ich die Hesse'sche Arbeit kurz nach ihrem Erscheinen zu Gesicht bekam, gewann ich aus ihrer Lectüre unmittelbar die Ueberzeugung, dass in diesen primitiven Lichtempfindungsorganen des Amphioxus die einfache Grundlage für das Cranioten-Auge zu erkennen sei; und ich habe die Hypothese, die ich im Folgenden näher ausführen will, seither alljährlich in der Vorlesung über vergleichende Anatomie vorgetragen, ohne dass ich mich, da sie mir fast selbst-

1) Vgl. W. Nagel (1896).

verständlich erschien, zunächst zu einer Veröffentlichung entschliessen konnte.

Allmählich aber muss ich annehmen, dass die Anschauung, die sich mir selbst so ohne Weiteres aufgedrängt hat, nicht allen Fachgenossen ebenso nahe liegt. Hat doch schon Hesse am Schluss seines Aufsatzes resignirt geschrieben: „Freilich ist mit unserm Befunde auch die Hoffnung geschwunden, beim Amphioxus ein Sehorgan zu entdecken, das sich mit dem Wirbelthierauge homologisiren liesse. Eine phylogenetische Bedeutung dieser Becheraugen lässt sich einstweilen nicht erkennen." Aehnlich äussert sich Wiedersheim in der neuesten Auflage seiner vergleichenden Anatomie (1902). Ja, nicht nur, dass die Auffassung der Phylogenie des Vertebraten-Auges, die mir aus dem vorliegenden Material fast mit Nothwendigkeit hervorzugehen scheint, meines Wissens bisher keinen Vertreter gefunden hat, sehen wir vielmehr gegenwärtig eher eine ganz entgegengesetzte Hypothese zur Geltung kommen. Erst kürzlich hat R. Burckhardt (1902), auf der ältern Plakodentheorie Kupffer's (1894) und gewissen von Retzius (1892) geäusserten Anschauungen fussend, die Hypothese vertreten, dass der primär lichtempfindende Theil des Cranioten-Auges eine Epidermisverdickung gewesen sei, die später zur Linse und also zum Hilfsorgan herabsank, während der ursprüngliche, dem Lobus olfactorius vergleichbare centrale Antheil durch Verlegung der Sinneszellen in ihn die Lichtempfindung übernommen habe. Unter diesen Umständen ist es wohl nicht unzeitgemäss, auch eine andere Auffassung der Verhältnisse den Fachgenossen vorzulegen.

Hält man überhaupt, wie ich es thue, amphioxusartige Thiere für die Vorfahren der Cranioten und zieht man also eine Homologie der hier und dort bestehenden Sehorgane in Erwägung, so ist gewiss diejenige Annahme allen übrigen sonst denkbaren vorzuziehen, welche die lichtempfindenden Theile, also die Sehzellen, homologisirt. Ich nehme also an, dass die Sehzellen des Amphioxus den Sehzellen (Stäbchen- und Zapfenzellen) der Cranioten entsprechen. Die Berechtigung dieser Homologisirung kann keinem Zweifel unterliegen. Hier wie dort sind die Sehzellen Elemente des Neuralrohrs, hier wie dort ist ihr basales Ende in einen Nervenfortsatz ausgezogen, das entgegengesetzte, welches typischer Weise dem Centralcanal zugekehrt ist, als „Sehstäbchen" oder „Stiftchensaum" entwickelt, hier wie dort muss das Licht die ganze Dicke der Neuralrohrwand und schliesslich die Sehzelle selbst durchsetzen, um zu der

lichtpercipirenden Stelle zu gelangen. Selbst die Thatsache, dass die Augenblasen der Cranioten wesentlich aus ventralen Bereichen des Neuralrohrs hervorgehen, könnte damit in Beziehung gebracht werden, dass auch bei Amphioxus die Sehzellen ausschliesslich im ventralen Theil des Neuralrohrs vorkommen (Fig. A).

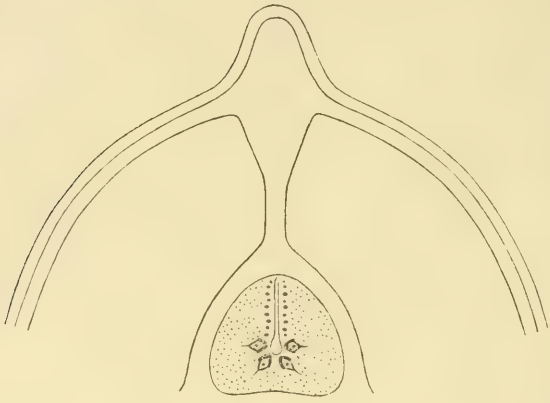


Fig. A.

Stimmt man dieser Homologisirung zu und sucht man sich nun einen Weg zu construiren, wie sich phylogenetisch aus den primitiven Verhältnissen des Amphioxus diejenigen der Cranioten entwickelt haben können, so wird man fast mit Nothwendigkeit zur Annahme einer Succession von Zuständen geführt, wie sie in der Ontogenie des Craniotenauges vorliegen.

Sollen die lichtempfindlichen Stellen des Amphioxus-Neuralrohrs zu den Sehorganen der Cranioten werden, so erscheint vor Allem die Vorstülpung gegen die Haut, wie sie sich ontogenetisch in der Bildung der primären Augenblase ausprägt, als eine Nothwendigkeit (Fig. B). Unter den Verhältnissen, wie sie von den Cyclostomen bis zu den Säugethieren bestehen, könnte nirgends mehr das Licht bis ins Neuralrohr dringen. Es hätte also entweder die beim Amphioxus vorhandene, freilich schon hier unvollkommene Durchsichtigkeit aller über dem Neuralrohr gelegenen Organe sich erhalten müssen, oder es musste eine Verschiebung der lichtempfindlichen Theile des Neuralrohrs nach der Oberfläche stattfinden. Ob und wie die erstere Alternative bei der bedeutenden Vergrösserung des Körpers hätte realisirt werden können, brauchen wir nicht zu er-

örtern: denn die zweite, ohne Zweifel in jeder Hinsicht vollkommenere, ist verwirklicht.

Dabei mag es unentschieden bleiben, was als das erste Motiv der Ausstülpung zu betrachten ist. Es wäre denkbar, dass durch

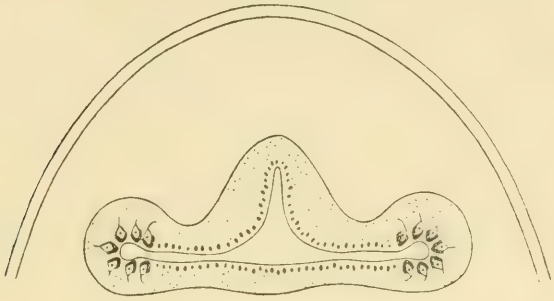


Fig. B.

Umstände, die mit dem Sehen nichts zu thun hatten, ein locales Wachsthum und eine dadurch nothwendige Faltung der Neuralrohrwand bedingt worden ist, wodurch gewisse Theile desselben der Haut besonders nahe kamen und nun, als dem Licht besonders gut

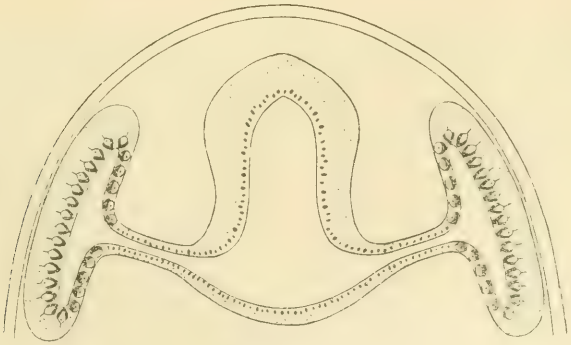


Fig. C.

zugänglich, die Fähigkeit zur Bildung von Sehzellen allein bewahrten. Ist aber einmal die Bewegung der mit Sehzellen ausgestatteten Neuralrohrwand gegen die Haut, d. i. gegen das Licht, zu einer phylogenetischen Tendenz geworden, dann wird sie nicht eher endigen, als bis die äussere Seite der sich vorstülpenden Wand unter der

Haut angekommen ist und sich flach unter ihr ausgebreitet hat (Fig. C).[1])

Mit der Ausstülpung und räumlichen Sonderung eines lichtempfindlichen Theils der Neuralrohrwand ist der erste wichtige Schritt zu weiterer Differenzirung gethan. Der vorgestülpte Theil wird seine Function als Leitungsbahn zwischen vordern und hintern Regionen, als Empfangs- und Abgabeheerd sensibler und motorischer Nerven verlieren und dafür seine nun einzige Aufgabe, die Lichtempfindung, durch Vermehrung der Sehzellen verbessern. Er wird neben diesen Zellen nur die sich direct ihnen verbindenden nervösen Elemente conserviren und dadurch zur Retina werden; der Verbindungsstiel, nur noch mit der Function betraut, die Lichteindrücke von diesem, wie Fürbringer sagt, detachirten Theil des Neuralrohrs andern Stellen desselben zu vermitteln, wird „Sehnerv", eine, wie schon oft hervorgehoben, mit den typischen peripheren Nerven nicht vergleichbare Bildung.

In den in der Tiefe verbleibenden Theilen des Neuralrohrs dagegen wird nun die Bildung von Sehzellen ganz verschwinden; die ursprünglich fast über die ganze Länge des Körpers verbreitete Lichtempfindungsfähigkeit ist auf den ausgestülpten Theil beschränkt, der damit zum „Auge" geworden ist, in welchem nun bereits die Sehzellen zu einer höhern Einheit verbunden sind.

An der Augenblase aber, wie wir sie uns schliesslich flach unter der Epidermis ausgebreitet denken (Fig. C), ergiebt sich ganz von selbst ein Gegensatz zwischen einer vordern (äussern), dem Licht zugekehrten Wand und einer hintern, deren Sehzellen gegen das Innere des Körpers gerichtet wären. Könnten diese auch wohl bei einem amphioxusartigen Thier noch von Licht getroffen werden, so erscheint dies unter den Verhältnissen aller höhern Wirbelthiere unmöglich. Diese hintere Wand, schon durch die Pigmentschicht der vordern von der Lichtzufuhr abgeschnitten, wird degeneriren, bis auf einen Bestandtheil, dessen Anwesenheit der vordern Hälfte von Nutzen ist: das Pigment. Diese Rückwand bildet eine secundäre Pigmentschicht; sie wird so zum Pigmentepithel. Und sie vermag diese Function, einen dunklen Augenhintergrund zu bilden, so voll-

1) Die Figuren sind mit Absicht ganz schematisch behandelt, und es ist speciell auf die für unsere Betrachtungen gleichgültigen Verhältnisse, die mit dem fötalen Augenspalt zusammenhängen, keine Rücksicht genommen.

kommen zu erfüllen, dass die Sehzellen selbst ihre Pigmenthauben entbehren können und verlieren (Fig. D).

Es sei hier darauf hingewiesen, dass sich über die Werthigkeit der Pigmenthaube zweierlei Angaben gegenüber stehen. Hesse betrachtet, wie oben schon angeführt, die Pigmentschale als selbständige Zelle, desgleichen ganz neuerdings Boeke (1902); Heymans u. Van der Stricht dagegen rechnen sie der Sehzelle zu. Die Frage ist deshalb nicht ganz leicht zu entscheiden, weil das Pigment so dicht liegt, dass man jedenfalls für gewöhnlich von einem ihm

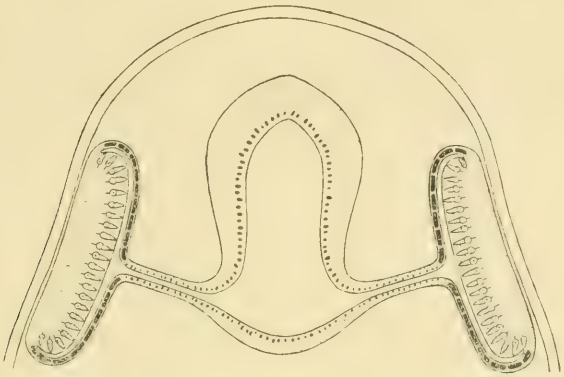


Fig. D.

zugehörigen Kern nichts sieht. Doch habe ich selbst auch, in Uebereinstimmung mit den erstgenannten Autoren, an einigen günstigen Schnitten Kerne gesehen, die wohl nur zu den Pigmentschalen gehören können und dieselben also als selbständige Zellen kennzeichnen würden. Für meine Auffassung der Phylogenie ist es im Uebrigen gleichgültig, wie es sich verhält. Im einen Fall würde das Pigmentepithel aus degenerirten Sehzellen bestehen, die nur den Pigmenttheil conservirt haben, wogegen in denen der Retina gerade dieser Theil rückgebildet ist, im andern Fall haben sich im Pigmentepithel nur die Pigmentzellen erhalten und sind in der Retina gänzlich geschwunden. Endlich würde das Wesentliche meiner Deutung auch dann nicht berührt werden, wenn man etwa annehmen wollte, dass sich der Pigmentgehalt des Tapetum nigrum nicht aus der partiellen Erhaltung hier gelegener Becheraugen herleitet, sondern erst secundär neu entstanden ist.

Für die Auffassung, dass die Retina selbst ursprünglich eine Pigmentschicht besessen hat, ist es nicht uninteressant, dass in der

Entwicklung des Froschauges bei der Depigmentirung der Retina ein Stadium vorkommt, wo die hintersten, gegen den fast verschwundenen Spalt der primären Augenblase gerichteten Retinazellen einen ziemlich scharf begrenzten Pigmentsaum tragen, wie auch im Tapetum das einstweilen nicht sehr reichliche Pigment vorwiegend gegen den Spalt zu abgelagert ist. In Fig. E ist zur Illustration dieses Zustandes ein Stück aus einem Präparat abge-

Fig. E.

bildet, das ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. Spemann verdanke. Ich betrachte dieses Verhalten keineswegs als phylogenetische Recapitulation; doch wird man sagen dürfen: wenn ein solcher Zustand überhaupt vorkommen kann, so ist nichts gegen die Annahme einzuwenden, dass er in der phylogenetischen Reihe in ähnlicher Weise als fertiger vorgekommen ist.

Die Berechtigung der vorgetragenen Homologisirung wird vielleicht noch anschaulicher, wenn man folgende Betrachtung anstellt. Die Augenblase ist ein Stück Neuralrohr, ihr Hohlraum ist ein Stück Centralcanal, ihre Wände, Retina und Pigmentepithel, sind parallele Wände des Rohres. Wir können also einen senkrechten Schnitt durch die beiden Wände der secundären Augenblase, wie er in Fig. Fb schematisch gezeichnet ist, direct mit den beiden Wänden des Neuralrohrs des Amphioxus, wie sich dieselben in einem Längsschnitt darbieten, in Parallele stellen. Ein solcher Schnitt ist in Fig. Fa gezeichnet; ein Vergleich mit den figg. 6 und 7 bei Hesse wird lehren, dass unser schematisches Bild der Wirklichkeit sehr nahe kommt. Der Schnitt zeigt unmittelbar, wie die Pigmenthauben jeder Sehzellenschicht, wenn auch hier unnöthiger Weise, zugleich eine Pigmentwand für die Augenschicht der Gegenseite liefern. Denken wir uns diese beiden Wände als die Schichten einer Augenblase, welche nunmehr lediglich von der einen Seite — in der Richtung des Pfeiles — vom Licht getroffen wird und von allen nicht

zum Sehen gehörigen nervösen Functionen enthoben ist, so wird uns nach den Principien, die wir allgemein bei Gebrauch und Nichtgebrauch verwirklicht finden, nichts natürlicher erscheinen, als dass sich der Zustand der Fig. F b, d. h. der des Craniotenauges, daraus entwickelt.

Damit sind morphologisch die definitiven Verhältnisse der centralen Augentheile im Princip erreicht.

Nachdem bei Amphioxus in der ganzen Länge des Neuralrohrs vom dritten Muskelsegment bis gegen das Schwanzende Sehorgane vorkommen, ist die Möglichkeit zur Entstehung von „Augenblasen" überall gegeben. Es ist nicht unmöglich, dass ursprünglich mehrere Paare vorhanden waren, was ich Angesichts der Hypothese von Locy (1895, 1897) über „accessorische Augenblasen" erwähne, wenn ich auch über die Grundlagen dieser Hypothese vollkommen die Meinung theile, die Gegenbaur (1898) darüber geäussert hat. Dass gerade im vordersten Theile des Körpers verbesserte Sehorgane entstanden sind, dies hängt ohne Zweifel mit der Differenzirung des Kopfes zusammen, für die wiederum in der Umänderung der Ernährungsweise von der unwillkürlichen Einführung kleiner im Wasser suspendirter Theilchen zu activem Fressen der erste Anstoss gelegen haben wird.

Fig. F b.

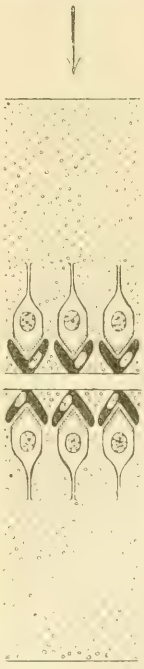


Fig. F a.

Was der Amphioxus für die Phylogenie des Cranioten-Auges unmittelbar lehrt, dürfte mit dem Gesagten erschöpft sein. Aber die auf unserm Wege erlangte Ueberzeugung, dass das in der Ontogenie der Cranioten enthaltene Stadium einer flach unter der Epidermis ausgebreiteten Augenblase einer phylogenetischen Etappe entspricht, fordert dazu auf, auch auf den muthmaasslichen weitern Verlauf der Phylogenese einen Blick zu werfen.

Es handelt sich zunächst um den wichtigsten, weil folgen-

schwersten Schritt in der Augenentwicklung, die Umformung zu einer Camera obscura. Denn erst von diesem Zustand an beginnt die Entstehung eines Bildes und damit die Möglichkeit wirklichen Sehens. Es fragt sich, ob wir der Art und den Motiven dieser Umwandlung noch etwas näher kommen können. Als Wegweiser kann uns das Mollusken-Auge dienen, für welches wir in der glücklichen Lage sind, das zu besitzen, was bei den Wirbelthieren fehlt, neben der ontogenetischen eine vergleichend-anatomische Stufenfolge, die keinen Zweifel bestehen lässt, dass die Phylogenese der höchst entwickelten Molluskenaugen wesentlich den Gang genommen hat, den schon ihre Ontogenie höchst wahrscheinlich macht.

Das Molluskenauge, das in seiner vollkommensten Ausbildung mit dem Craniotenauge eine so weitgehende physiologische Uebereinstimmung zeigt, beginnt auf der niedersten Stufe als ein flaches

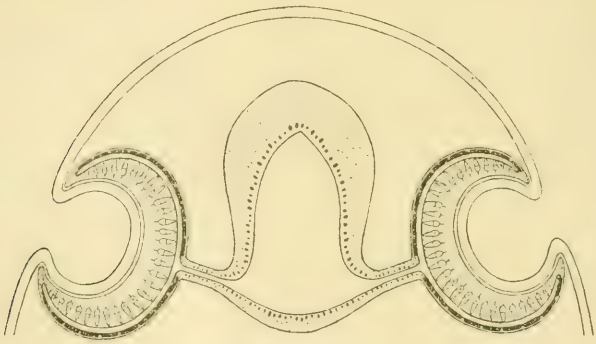


Fig. G.

Hautgrübchen mit zu Sehzellen umgewandelten Epidermiszellen. Auch hier kann es sich, wie bei Amphioxus oder bei dem in unserm Schema Fig. C dargestellten hypothetischen Zustand der Urcranioten, nur um eine allgemeine Lichtempfindung handeln; die flache Grube, wie wir sie bei *Patella* finden, ist optisch bedeutungslos. Ihr Zweck kann nur darin liegen, das Sinnesepithel durch Zurückziehen unter das umgebende Niveau der Haut zu schützen. Diesem Motiv des Schutzes, als zur Einbuchtung einer Oberfläche von specifischem Werth führend, begegnen wir ja ungemein häufig; es sei nur an die Geruchsorgane, an die Sinnesorgane der Seitenlinie, an die Tieferlegung des Trommelfells erinnert. Könnte nun nicht auch bei der phylogenetischen Weiterbildung des primitiven Craniotenauges das

gleiche Motiv wirksam gewesen sein? Allerdings sind hier die retinalen Theile noch mindestens von einer schützenden Schicht, der Epidermis, überzogen. Aber diese Epidermis muss durchsichtig sein und bleiben, und eine Zurückziehung derselben durch Einbuchtung muss hier, ganz ähnlich wie beim Trommelfell, eine Verbesserung bedeuten. Ich möchte also vermuthen, dass das Craniotenauge einmal den Zustand einer nach aussen offenen Grube durchlaufen hat, wobei die Retina direct von durchsichtiger Epidermis als der Auskleidung der Grube überzogen war (Fig. G). In der Ontogenie wird dieser Schritt der Phylogenie durch die Bildung des Linsengrübchens im Verein mit dem Uebergang der flachen Augenblase zur Becherform recapitulirt. Man kann sich den hypothetischen fertigen Zustand ganz ähnlich dem des *Nautilus*-Auges vorstellen (Fig. H); nur dass es bei den Mollusken, deren ganzer Sehapparat

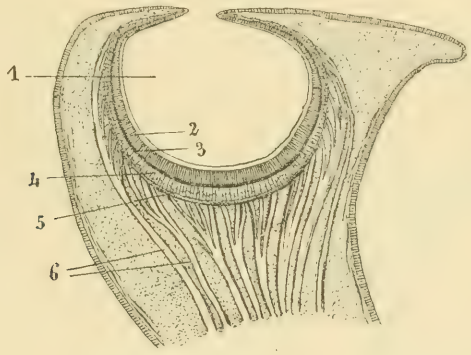


Fig. H.

Auge von *Nautilus*, nach Hensen (aus Lang, Vergl. Anat.). *1* Augenhöhle, *2* Stäbchenschicht, *3* Pigmentschicht, *4* Sehzellenschicht, *5* Ganglienzellenschicht, *6* Aeste des Sehnerven.

von der Epidermis geliefert wird, eine einzige Epithelschicht ist, die die Augengrube darstellt, während sich bei den Wirbelthieren drei parallele Schichten daran betheiligen. Denn auch die Epidermis müssen wir, in so fern sie über der Retina durchsichtig sein muss, mit zu den Theilen des Auges rechnen.

Ist diese Hypothese eines den Urcraniоten zukommenden Grubenauges richtig, dann ist damit der weitere Gang so viel wie selbstverständlich; er wird wieder aufs beste durch die ganz analogen vergleichend-anatomischen Etappen illustrirt, die bei den Mollusken noch heute existiren. Die Augengrube schliesst sich, das Gruben-

auge geht über in das Bläschenauge (Fig. J), ein Vorgang, der ontogenetisch recapitulirt ist in der Abschnürung des Linsensäck-

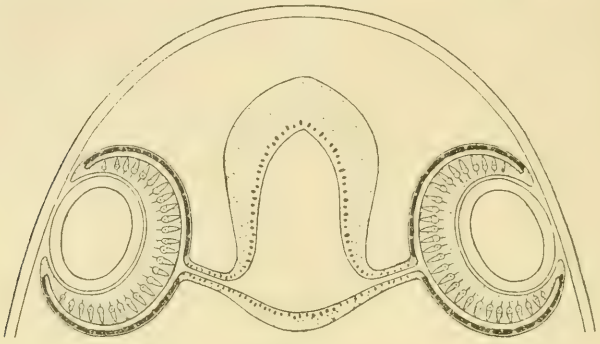


Fig. J.

chens. Der vergleichbare Zustand der Mollusken wird durch das Pulmonaten-Auge repräsentirt (Fig. K), nur wieder mit dem Unterschied, den die verschiedene Zahl und Werthigkeit der Schichten bedingt. In beiden Fällen schnürt sich beim Uebergang des Grubenauges in das Bläschenauge ein Epidermissäckchen ab; aber während dieses bei den Mollusken die retinalen Theile enthält, hat es bei den Wirbelthieren nur die Bedeutung eines das Licht durchlassenden Mediums. Auch für diesen Abschluss der Augengrube nach aussen dürfte wieder die Schutztendenz als „Motiv" wirksam gewesen sein.

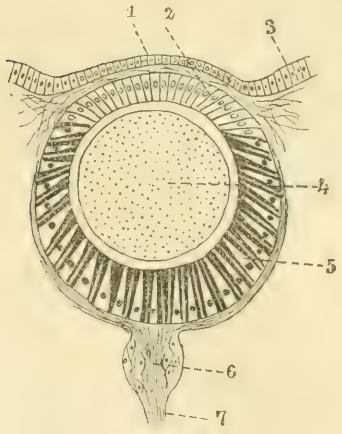


Fig. K.

Auge eines Pulmonaten (aus Lang, Vergl. Anat.). *1* äusseres, *2* inneres Epithel der Cornea. *3* indifferentes Körperepithel, *4* Glaskörper, *5* Retina, *6* Ganglion opticum, *7* Sehnerv.

Die letzte Hauptetappe endlich wäre bezeichnet durch die Entstehung der wirklichen Linse, und für diese Bildung, die ja wieder bei den Mollusken, im Auge der dibranchiaten Cephalopoden, ihr Gegenstück findet, stehen nun den beiderlei Typen nicht die gleichen Mittel zur Verfügung. Das Wirbelthierauge (Fig. J) enthält in seinem Hohlraum ein abgeschlossenes Epidermissäckchen, das, so zu sagen, disponibel ist. So fern es nur durchsichtig bleibt, ist

es für jede weitere Umbildung verfügbar: es wird, indem es seinen Hohlraum zum Verschwinden bringt, zur Krystallinse. Das Mollusken-auge besitzt einen so bequemen Weg zur Herstellung der Linse nicht. Hier wird sie erzeugt durch correspondirende Verdickung der beiden Epithelschichten der vordern Bläschenwand (Fig. K. 1 und 2); die primäre Cornea betheiligt sich daran, und so muss dieses Auge, um durch Ausstattung mit einer Iris und Abschluss der Linse von der Aussenwelt zur Vollkommenheit des Wirbelthierauges zu gelangen, in seiner Umgebung noch weitere Faltungsprocesse erfahren, die dem von Anfang an complicirtern Craniotenauge erspart sind.

Es sei noch hervorgehoben, dass mir alle die mancherlei Anzeichen, welche in der Ontogenie zu phylogenetischen Schlüssen verwerthbar sind, entschieden für die frühere Existenz eines *Nautilus*-ähnlichen Grubenauges zu sprechen scheinen und damit auch mittelbar für eine Weiterbildung, wie sie soeben postulirt worden ist.

Die Linsenhöhle, bei *Petromyzon* Zeit Lebens persistirend, beweist meines Erachtens, dass wir denjenigen Entstehungsmodus der Linse, wo sie sich von Anfang an als hohles Säckchen anlegt, als den ursprünglichern anzusehen haben. Auch lässt sich auf Grund physiologischer Erwägungen wohl ein phylogenetischer Uebergang einer hohlen Linse in die compacte, kaum aber das Umgekehrte verstehen. Weiterhin ist es sehr auffallend, wie streng die Einfaltung der Epidermis zur Linse mit der becherförmigen Umformung der Augenblase parallel geht, wie z. B. ein Blick auf die Tafeln C. Rabl's (1898—1900) lehrt. Wir dürfen aus diesem ontogenetischen Befund den Schluss ziehen, dass die Umbildung der Augenblase in die Becherform auch phylogenetisch von einer entsprechenden Epidermiseinfaltung genau begleitet, dass beides gewissermaassen ein einheitlicher Process war. Die von Spemann (1901) experimentell nachgewiesene Abhängigkeit der Linsenbildung vom Contact mit der Augenblase ist dieser Auffassung jedenfalls günstiger als jeder andern; das Spemann'sche Experiment zeigt, dass zwar die Umformung zum Augenbecher von den centralen Theilen selbständig vollzogen wird, dass die Epidermis aber erst von der Augenblase zu einer entsprechenden Einstülpung veranlasst wird, ganz im Einklang mit der physiologischen Werthigkeit, die beiden Theilen zukommt. Und endlich, wenn wir nach den Forschungen von Tornatola, Rabl, Van Pée, von Kölliker u. A. über die Entwicklung des Glaskörpers fast berechtigt sind, diesen als verödete Retina zu bezeichnen, so

könnte man behaupten, dass noch im jetzigen Craniotenauge hintere Linsenfläche und Retina sich berühren.

Gegenbaur (1898) scheint anzunehmen, dass schon auf jener Stufe, wo die Augenblase flach unter der Epidermis gelegen war, eine linsenförmige Verdickung der letztern bestanden habe, welche im jetzigen Auge durch den Complex der Linsenfasern repräsentirt wäre und dass dann bei der Umgestaltung der Augenblase zur Becherform diese primäre Linse in die Tiefe mitgenommen worden sei, indem die angrenzende Epidermis sich über ihr einfaltete und damit das Linsenepithel darstellte. Ein solcher Entwicklungsgang scheint mir viel weniger wahrscheinlich zu sein als der von mir angenommene, wie man finden wird, wenn man sich die einzelnen Etappen desselben mit Rücksicht auf die jeweilige Brauchbarkeit des Apparats aufzuzeichnen versucht. Auch sind die ontogenetischen Thatsachen dieser Annahme nicht günstig. Denn selbst da, wo sich die Linse zuerst als Epidermisverdickung anlegt, wie bei Haien, wird diese Verdickung nicht durch Einfaltung der Umgebung in die Tiefe verlagert, um später lediglich die Linsenfasern zu bilden, sondern die zuerst solide Wucherung repräsentirt die ganze Linse und wird nachträglich ausgehöhlt, wobei die innere Wand eine Zeit lang sogar dünner ist als die äussere (vgl. C. Rabl, 1898, tab. 28, fig. 7 und 8). Alles dies spricht dafür, dass das Grubenauge zunächst von indifferenter, nur durchsichtiger Epidermis ausgekleidet war und dass sich erst nach der Umbildung in das Bläschenauge aus dem Epidermissäckchen die Linse entwickelt hat.

Blicken wir noch einmal auf das Verhältniss der Sehorgane der Cranioten zu denen des Amphioxus zurück, so ist es freilich zuerst die ungeheure Lücke des vergleichend-anatomischen Materials, die wir empfinden, und es zeigt sich hier, wie überall, dass uns gerade diejenigen Glieder der zu postulirenden Reihe besonders wichtig erscheinen, die nicht mehr erhalten sind. Aber doch ist der Zustand, den uns der Amphioxus in seinen Sehorganen darbietet, nach meiner Ansicht für die Auffassung des Craniotenauges von höchstem Werth; er zeigt den einfachsten Anfang, den wir uns für dieses wunderbar vollkommene Sinnesorgan nur vorstellen können, so einfach, dass die Beziehung bisher ganz unbeachtet bleiben konnte, und doch so weit gediehen, dass die Zurückführung des complicirt gewordenen Zustandes auf den einfachen nicht nur ohne Zwang möglich ist, sondern

an der Hand der Ontogenie der Cranioten fast selbstverständlich erscheint.

Es ist beachtenswerth und kann noch als eine weitere Stütze für die vorgetragene Auffassung betrachtet werden, dass der Zustand, in dem wir die Sehorgane beim Amphioxus finden, aufs Beste mit dem primitiven Charakter und dem indifferenten Verhalten harmonirt, das wir bei diesem Thier fast in allen Organsystemen antreffen und das sich für viele Organisationsverhältnisse vielleicht durch den Satz ausdrücken liesse: es reicht gerade noch, sonst wäre der Vertebratentypus überhaupt nicht mehr zu erkennen. Ein Hauptkennzeichen dieses primitiven Zustandes des Amphioxus liegt darin, dass eine morphologische Bildung oder eine physiologische Function, so zu sagen, diffus vorliegt, über weite Strecken gleichartig ausgebildet oder in vielfacher stereotyper Wiederholung, wie im Muskelsystem, in den Geschlechtsorganen, dem unpaaren Flossensaum, in der Contractilität der Blutgefässe und eben auch in den Sehorganen. Speciell die Art, wie sich aus dem bei Amphioxus diffusen Triebwerk für die Blutbewegung bei den Cranioten die einheitliche centrale Pumpe, das Herz, differenzirt hat, bietet uns das beste Analogon zu der Bildung eines einheitlichen localisirten Sehorgans aus der allgemeinen Lichtempfindungsfähigkeit des ganzen Neuralrohrs. Und wie wir für den Blutkreislauf verstehen, dass der Widerstand in den Kiemen gerade an einer bestimmten Stelle zu besserer Ausbildung der Contractilität führen musste, woraus diesem Theil des Gefässsystems schliesslich das Monopol für die gesammte Blutbewegung erwuchs, ganz ebenso können wir, wie oben schon erwähnt, am vordern Körperende die besondern Bedingungen zur Entstehung höherer Sehorgane erkennen, womit allmählich die diffuse Lichtempfindungsfähigkeit des ganzen Körpers erlosch.

Oft wird der Amphioxus als degenerirter Vertebrat bezeichnet, und es ist gewiss sehr wahrscheinlich, dass manches Einfache in seiner Organisation auf Rückbildung beruht. Aber so gut die Myxinoiden Rückbildung darbieten und doch gewiss nicht etwa von der Stufe eines Amphibiums auf ihren degenerirten Zustand herabgesunken sind, so scheint mir, wie ich schon bei anderer Gelegenheit (1892) betont habe, auch für den Amphioxus kein Zweifel möglich, dass das Wesentliche seiner Organisation auf primärer Einfachheit beruht und nicht auf Degeneration. Gerade für die Sehorgane der Vertebraten wissen wir ja ganz genau, wie sie sich im Fall der Degeneration verhalten: sie werden kleiner, sie entarten in ihrer

histiologischen Structur, sie erreichen nicht mehr die Stelle, wo sie vom Licht getroffen werden können; aber sie bewahren unverkennbar den Typus und die allgemeine Localisation des functionirenden Auges; sie werden, kurz gesagt, unbrauchbar, aber nicht indifferent. Und so halte ich es für ausgeschlossen, dass etwa der Gang der Phylogenie der umgekehrte gewesen sein könnte von dem, wie er hier vertreten worden ist.

Wie oben erwähnt, sind die Sehzellen bei Amphioxus in den verschiedenen Körperregionen sehr verschieden dicht gelagert: in den vordersten Segmenten, in denen sie vorkommen, sind es nur je zwei, im Schwanztheil findet sich oft nur eine auf ein Segment. Daraus geht hervor, dass jedes einzelne dieser primitiven Sehorgane für sich allein functioniren kann, für sich „ein Auge" ist, wie es ja auch von Hesse geradezu als „Becherauge" bezeichnet wird. Wenn also die vorgetragene Hypothese richtig ist, so ist das Craniotenauge ein Compositum aus solchen einfachen Augen, es ist ein „zusammengesetztes Auge", ganz in dem gleichen morphologischen Sinn, wie wir das Facettenauge als zusammengesetztes Auge bezeichnen; das heisst: das Auge ist phylogenetisch durch engere Vereinigung von Gebilden entstanden, die selbst schon Lichtempfindungsorgane waren, ohne mit einander zu einer höhern Einheit verbunden zu sein. Physiologisch freilich muss jedes zur Bildempfindung befähigte Auge ein „zusammengesetztes" sein, es giebt kein anderes wirkliches Sehen als musivisches, und so liegt der essentielle physiologische Unterschied zwischen dem Facettenauge und dem der Cranioten nur in der Verschiedenheit der physikalischen Vorrichtung, durch welche den einzelnen lichtempfindenden Elementen klare und geordnete Theilbilder des lichtaussendenden Objects vermittelt werden.

Noch eine letzte Betrachtung sei hier angeführt. Unsere Hypothese nimmt an, dass die Retina der Cranioten zuerst flach, auf etwas höherer Stufe seicht eingezogen unter der genau parallelen Epidermis gelegen war, ähnlich einem primitiven Molluskenauge, und dass sich diese Grube später zu einem Säckchen mit enger Oeffnung weiter entwickelt hat, wie uns eine solche noch im *Nautilus*-Auge erhalten ist. Selbst wenn man diesem Entwicklungsgang für die Wirbelthiere nicht beistimmen sollte, für die Mollusken wird ihn Niemand bezweifeln. Was ist nun, den Vorgang an sich betrachtet,

für ein winziger Unterschied zwischen der flachen Einziehung der Sehfläche und der säckchenartigen Einsenkung! Und wie gering ist der Fortschritt mit Rücksicht auf das Motiv des Schutzes! Nicht grösser als bei der Zurückziehung des Trommelfells in die Tiefe eines kurzen Gehörgangs. Aber welch ein in seinen Consequenzen unermesslicher Fortschritt wird gewissermaassen nebenbei erzielt! Der erste Zustand kann nur Licht empfinden, der zweite kann sehen, d. h. er bietet die Möglichkeit zur Bildempfindung, wenn diese selbst auch sicherlich erst durch complicirteste Weiterbildungen centraler Natur erworben werden muss. Was ich an diesem Sachverhalt betonen möchte, das ist das Accidentelle des erreichten Fortschritts. Hundertfältig sehen wir oberflächliche Theile durch grubenförmige Einsenkung in die Tiefe verlagert und damit Configurationen hergestellt, wie sie uns am Auge begegnen; und es ist kaum zu bezweifeln, dass das Geruchsorgan manches Vertebraten eine Camera obscura, ähnlich dem *Nautilus*-Auge, formirt und zum Sehen dienlich wäre, wenn nur die zum Sehen nöthigen sensorischen und nervösen Apparate darin vorhanden wären.

So scheint mir in diesem wichtigsten Schritt der Phylogenese des Auges eine besonders klare Illustration zu einer Erscheinung vorzuliegen, die ich als accidentelle Entstehung neuer Functionsmöglichkeit bezeichnen möchte. Längst ist der Functionswechsel als eines der wichtigsten Principien bei der Umgestaltung der Organismen erkannt worden, und speciell Dohrn (1875) hat darauf hingewiesen, wie ein Organ neben seiner Hauptfunction Nebenfunctionen besitzt, von denen unter Umständen eine zur Hauptfunction wird und unter Rückbildung der ursprünglichen Hauptfunction zur Umgestaltung des Organs führt. Die Erscheinung, von der ich spreche, knüpft zwar an dieses Princip an, führt aber in bestimmter Richtung noch darüber hinaus. Wenn wir nämlich das physiologische Endziel, das wir in der phylogenetischen Ausbildung eines Zustandes angestrebt sehen, als „Motiv" der Entstehung bezeichnen, wobei es für unsere Betrachtungen gleichgültig bleibt, in welcher Weise Realisirung und Motiv vermittelt sind, so führt, wie mir scheint, in vielen Fällen ein bestimmtes Motiv zu einer Configuration der Theile, durch welche unmittelbar eine Functionsmöglichkeit geboten wird, die mit dem ursprünglichen Motiv gar nichts zu thun hat, die in Bezug auf dasselbe zufällig ist, die aber nun vom Organismus benutzt und, indem damit ein neues Motiv gegeben ist, selbständig weiter gefördert wird.

Ein Beispiel für diese accidentelle Entstehung neuer Functionsmöglichkeit sehe ich in der Amniosbildung, die, wie schon Balfour (1885) angedeutet hat, sich einfach aus dem Motiv des embryonalen Athmungsbedürfnisses vermittels der Allantois erklären lässt. Soll die Allantois das mit dem Wachsthum des Embryos beständig wachsende Sauerstoffbedürfniss bis zuletzt befriedigen, so ist ein Zusammenschlagen der ektodermalen Dottersackwand über dem Embryo unerlässlich. Rein accidentell bilden dabei diese Falten eine Schutzkammer für den Embryo, und diese accidentelle Functionsmöglichkeit wird zu einer selbständigen Function ausgebildet. Das unübertreffliche Beispiel aber für dieses Princip der accidentielen Function bietet, wie gesagt, das Auge, indem hier das accidentell Erreichte, nämlich die Bildentstehung, in ihrer Consequenz riesenhaft erscheint im Verhältnis zu dem ursprünglichen Motiv des Schutzes, das wir als das treibende Moment bei der Entstehung der in Frage kommenden Umbildung anzusehen haben. Ich möchte glauben, dass in dem Gesagten ein Factor angedeutet ist, der bei der Umbildung der Organismen eine sehr bedeutende Rolle spielt.

Literaturverzeichniss.

Balfour, F. M., A treatise on comparative embryology, 2. Edit., London 1885.

Boeke, J., On the structure of the light-percepting cells in the spinal cord, on the neurofibrillae in the ganglioncells and on the innervation of the striped muscles in Amphioxus lanceolatus, in: Proc. Royal Acad. Amsterdam, V. 5, 1902.

Boveri, Th., Die Nierencanälchen des Amphioxus, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., 1892.

Burckhardt, R., Die Einheit des Sinnesorgansystems bei den Wirbelthieren, in: Verh. 5. Internat. Zool.-Congr. (Berlin 1901), Jena 1902.

Dohrn, A., Ueber den Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels, Leipzig 1875.

Gegenbaur, C., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, V. 1, Leipzig 1898.

Hesse, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niedern Thieren, II., in: Z. wiss. Zool., V. 62, 1897.

—, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niedern Thieren, IV., Die Sehorgane des Amphioxus, ibid., V. 63, 1898.

Heymans et Van der Stricht, Sur le système nerveux de l'Amphioxus, in: Mém. couronn. Acad. Roy. Belgique, V. 56, 1898.

von Kupffer, C., Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten, Heft 2, Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes Planeri, München 1894.

Locy, W. A., Contribution to the structure and development of the Vertebrate head, in: J. Morphol., V. 11, 1895.

—, Accessory optic vesicles in the Chick embryo, in: Anat. Anz., V. 14, 1897.

Nagel, W., Der Lichtsinn augenloser Thiere, 1896.

Rabl, C., Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse, I.—III., in: Z. wiss. Zool., V. 63, 1898; V. 65, 1899; V. 67, 1900.

Retzius, G., Ueber die neuen Principien in der Einrichtung des sensiblen Nervensystems, in: Biol. Untersuchungen (N. F.), V. 4, Stockholm 1892.

Spemann, H., Ueber Correlationen in der Entwicklung des Auges, in: Verh. anat. Ges., 1901.

Wiedersheim, R., Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Jena 1902.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Ueber experimentell erzeugte Doppelbildungen mit cyclopischem Defect.

Von

Hans Spemann.

(Aus dem zoologischen Institut zu Würzburg.)

Hierzu Taf. 23 u. 24 und 24 Abbildungen im Text.

Unter den Doppelbildungen, welche sich durch mediane Schnürung von *Triton*-Keimen erzielen lassen, kommen ausser solchen, bei denen die beiden Vorderenden wohl ausgebildet und von annähernd gleicher Grösse sind, nicht selten auch andere vor, bei denen das eine Vorderende mehr oder weniger defect ist. Die umstehenden Fig. A und B mögen das vorläufig anschaulich machen. Bei später Schnürung scheint diese ungleiche Entwicklung sogar die Regel zu sein; unter den kürzlich (1903, 1) von mir veröffentlichten Fällen von Schnürung nach Beginn der Gastrulation befand sich nur ein einziger (p. 608, fig. 21), bei dem beide Vorderenden wohl gleich gut entwickelt waren. Die besondern Bedingungen aufzuklären, unter welchen diese Defectbildungen entstehen, erscheint von vorn herein als wünschenswerth; denn da die Folgerungen aus all diesen Experimenten fast bloss durch Ausschluss gewonnen werden, so ist es in besonderm Maass anzustreben, dass im ganzen Umkreis der in Betracht kommenden Thatsachen kein unaufgearbeiteter Rest übrig bleibt. Auch liess

sich schon Einiges feststellen, was der Analyse Erfolg verspricht und uns erlaubt, wenigstens scharf umgrenzte, dem Experiment zugängliche Fragen aufzuwerfen.

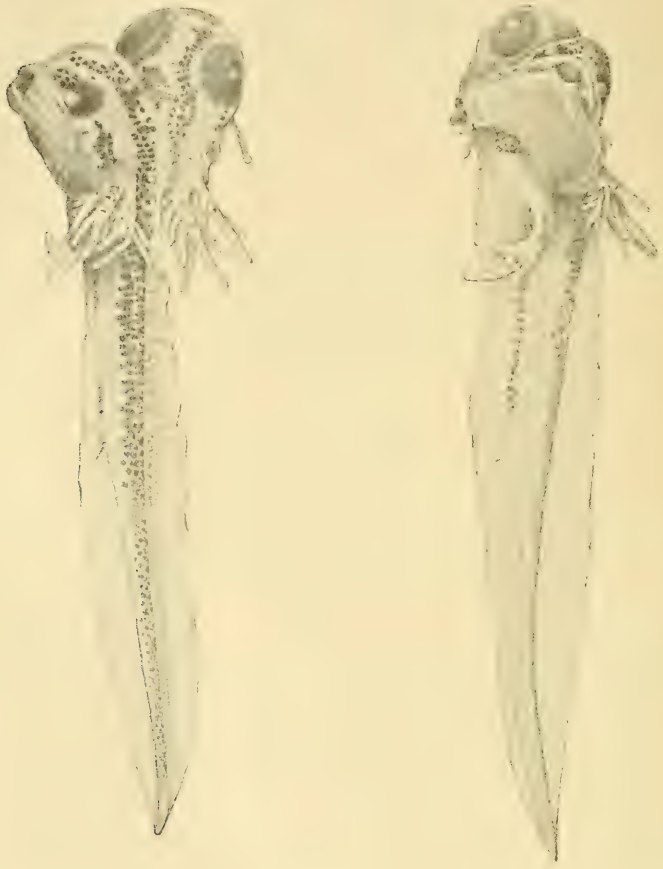


Fig. A. Fig. B.

Larve von *Triton taeniatus* (01, 143) mit Verdoppelung des vordern Körperendes. Der rechte Kopf ist normal, der linke cyclopisch defect. Der defecte Kopf ist in Fig. A von links und etwas von vorn gesehen, in Fig. B von unten und vorn. Die Augen sind einander abnorm genähert, die Riechgruben verschmolzen (in Fig. A über der Mundöffnung), auch das Maul etwas verkümmert. Im Uebrigen ist der defecte Kopf vollkommen bilateral symmetrisch. 15 : 1.

Die erste dieser Thatsachen ist die, dass die meisten der entstandenen Defectbildungen sich in eine Reihe ordnen lassen, die vom

normalen Zustand durch Uebergänge zum höchsten Grad des Defects führt; die Formen sind also nicht gesetzlos, sondern sie folgen einem bestimmten Typus, der in den mittlern Fällen als Cyclopie bezeichnet wird, in den schwächsten als Cebocephalie, in den stärksten als Triocephalie.

Wichtiger noch ist die zweite Thatsache, dass sich schon eine der Ursachen angeben lässt, durch welche die Defectbildung bedingt ist; sie entsteht nämlich meist bei nicht genau medianer, sondern etwas schräger Schnürung, und zwar entwickelt sich das defecte Vorderende auf derjenigen Hälfte des Keims, von welcher das Vorderende der Hauptsymmetrieebene abgewandt ist. Mit der Darstellung und Discussion dieser letztern Thatsache will ich beginnen.

Wie nach genau medianer und frontaler, so lässt sich auch nach schräger Schnürung die Medianebene des Keims zu Beginn der Gastrulation erkennen, und zwar an der Stellung des Urmunds. Mehrere derartige Keime habe ich schon im Zweizellenstadium gezeichnet; bei ihnen bildete die erste oder die zweite Furche mit der Ligatur einen Winkel, welcher dem entsprach, den im Gastrulastadium Ligatur und Medianebene mit einander einschlossen. Drei Beispiele mögen das erläutern.

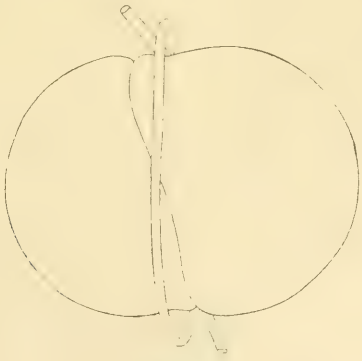


Fig. C.

Entwicklung unter schräger Schnürung, Zweizellenstadium (14./5., 2.40 Nm.), Ansicht vom animalen Pol; erste Furche und Ligatur bilden mit einander einen spitzen Winkel. 27 : 1.

Das erste Object (01, 64) wurde am 14./5., 2,40 Nm. im Zweizellenstadium eingeschnürt, nicht genau längs der ersten Furche, sondern im spitzen Winkel zu ihr, Fig. C, dann sofort stark nach-

geschnürt; am Abend, 6,45 Nm. wurde noch einmal nachgeschnürt. Am nächsten Tag begann die Gastrulation; Fig. D zeigt die Gastrula

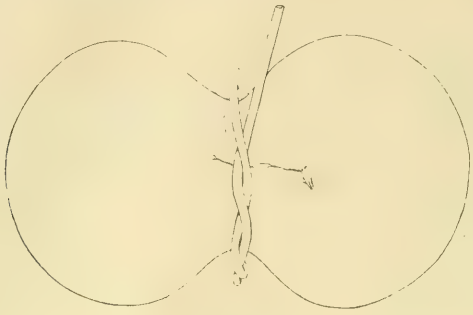


Fig. D.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Dasselbe Object wie Fig. C nachgeschnürt. Beginn der Gastrulation (15./5., 3.20 Nm.); Ansicht vom vegetativen Pol. Medianebene und Ligatur bilden mit einander einen spitzen Winkel, von annähernd derselben Grösse wie in Fig. C. 27 : 1.

vom 15./5., 3.20 Nm. Die Medianebene, d. h. die Ebene, welche den Urmund symmetrisch theilt, bildet mit der Ebene der Ligatur einen spitzen Winkel von annähernd derselben Grösse wie derjenige, um

Fig. E.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Dasselbe Object wie Fig. C und D, beim Schluss der Medullarwülste (17./5., 12.20 Nm.). Weitgehende vordere Verdoppelung; das rechte Vorderende normal ausgebildet, die Wülste vorn noch nicht ganz zusammengerückt; das linke Vorderende erheblich schmächtiger, das Medullarrohr in ganzer Länge geschlossen. 27 : 1.

den die erste Furchungsebene auf Fig. C von der Schnürungsebene abweicht; um die beiden Figuren vergleichen zu können, muss man in Betracht ziehen, dass Fig. C den Keim in der Ansicht von oben,

Fig. D von unten wiedergiebt, wie ohne Weiteres an der Lage des Knotens zu erkennen ist. Nach 2 Tagen, am 17.5., 12.20 Nm., zeigte sich als Folge der starken Schnürung eine weit gehende Verdoppelung des Vorderendes. Fig. E; von den Medullaranlagen war die linke deutlich schwächer als die rechte, ihre Wülste schon ganz zusammengerückt, während die der rechten noch klafften. Der Vergleich mit der Gastrula der Fig. D lehrt, dass die besser ausgebildete Medullaranlage sich auf derjenigen Hälfte des Keims befindet, welche mehr von dem Zellenmaterial dorsal von der obern Urmundlippe besitzt. Als die Doppelbildung nach weitern 5 Tagen, am 22.5., 9 Vm., conservirt wurde, hatte das rechte Vorderende einen ganz normalen Kopf mit kurzen Kiemenstummeln und Kieferbogenfortsätzen; der Kopf des linken Vorderendes dagegen war sehr defect, namentlich die Spitze des Hirns; Kiemenstummel waren deutlich, die Kieferbogenfortsätze in der Mitte zu einem verschmolzen.

Fig. F.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Zweizellenstadium (6./6., 3.30 Nm.), Ansicht vom vegetativen Pol; erste Furche und Ligatur bilden mit einander einen Winkel von etwa 45°. 27 : 1.

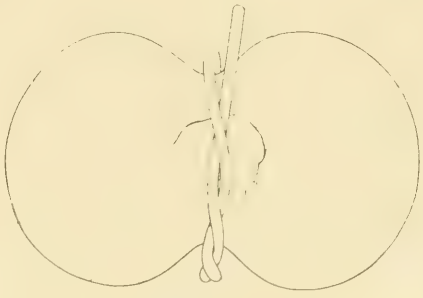


Fig. G.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Dasselbe Object wie Fig. F, Urmund Uförmig (7./6., 3.30 Nm.). Medianebene und Ligatur bilden mit einander immer noch einen Winkel von etwa 45°. 27 : 1.

Das nächste Object (01, 81) soll nur zeigen, wie die Richtung des Urmunds mit der Lage der ersten Furchungsebene übereinstimmt. Die letztere bildet mit der Ligatur einen Winkel von etwa 45°. Fig. F; um etwa denselben Betrag weicht nachher die Medianebene, die den Uförmigen Urmund symmetrisch theilt, von der Ligatur ab. Fig. G. Am Embryo war später das rechte Vorderende normal, das linke defect.

Wird der Winkel zwischen Ligatur und Medianebene noch grösser, nähert er sich 1 R, so wird auf der minder begünstigten

Seite gar kein eigentliches Vorderende mehr gebildet. Bei schwacher Schnürung macht sich überhaupt keine Störung der Entwicklung bemerklich, gerade wie bei schwacher frontaler Schnürung; bei starker Schnürung wird nur ein kleiner Höcker abgespalten, der wieder verstreichen kann. Einen derartigen Fall (01, 65) zeigen die Fig. H—K. Das Object wurde behandelt wie das erst erwähnte,

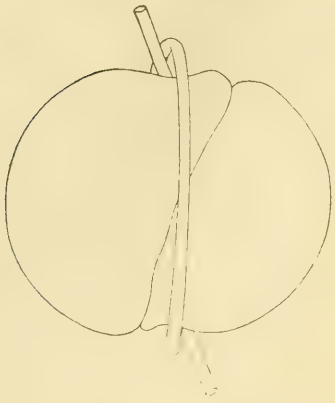


Fig. H.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Zweizellenstadium (14./5., 3.10 Nm.), Ansicht vom animalen Pol; erste Furche und Ligatur bilden mit einander einen spitzen Winkel. 27 : 1.

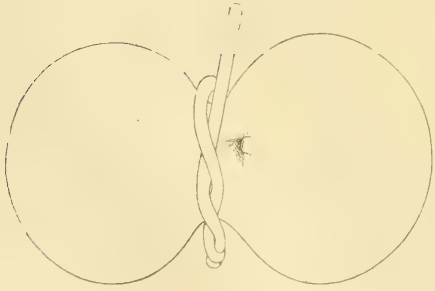


Fig. J.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Dasselbe Object wie Fig. H, nachgeschnürt; Beginn der Gastrulation (15./5., 3.35 Nm.); Ansicht vom vegetativen Pol. Medianebene steht ungefähr senkrecht auf der ersten Furchungsebene. 27 : 1.

am 14./5., 3.10 Nm. im Zweizellenstadium eingeschnürt, im spitzen Winkel zur ersten Furchungsebene, wie Fig. H. in der Ansicht von oben zeigt, dann sofort und später, 6.50 Nm. noch einmal nachgeschnürt. In Fig. J ist die Gastrula dargestellt, in der Ansicht von unten (man beachte wieder die Lage des Knotens). Die Medianebene lässt sich hier nicht sehr deutlich erkennen; es scheint aber, dass sie senkrecht zur ersten Furchungsebene steht. Ganz sicher wird das durch die Lage der Medullarwülste; sie liegen schräg bis

quer unter der Ligatur, Fig. K. Wäre die Schnürung weniger stark gewesen, so hätte sie die Entwicklung kaum wesentlich beeinflusst; so aber zeigt der linke Medullarwulst einen kleinen Höcker, den man als äusserst rudimentäres linkes Vorderende auffassen kann.

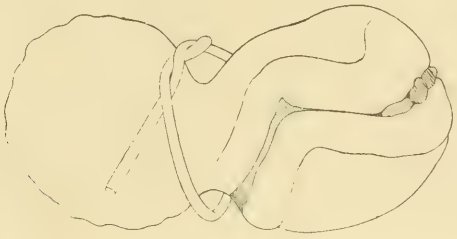


Fig. K.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Dasselbe Object wie Fig. H und J, beim Schluss der Medullarwülste (17./5., 12.50 Nm.) Entsprechend der fast queren Schnürung keine deutliche Verdoppelung des Vorderendes, sondern bloss kleiner Höcker links. 27 : 1.

Aus den eben mitgetheilten Thatsachen lässt sich zunächst ersehen, mit welcher Zähigkeit der Tritonenkeim die schon im Augenblick der Schnürung, also im Zweizellenstadium, vorhandene bilaterale Symmetrie festhält, trotz der weit gehenden Deformation seiner Gestalt durch die Ligatur. Schon früher (1901 2, p. 236) besprach ich zwei derartige Fälle, über die mir aber erst vom Gastrulastadium an Zeichnungen vorlagen, so dass ich nicht mit Sicherheit entscheiden konnte, ob die schräge Stellung der Gastrula durch schräge Schnürung bewirkt worden war oder durch Zellverlagerungen; jetzt kann ich das, was ich damals nur für sehr wahrscheinlich hielt, durch die Beobachtung bestätigen. Die geschnürten *Triton*-Keime verhalten sich also in diesem Punkt gerade so wie die zwischen Glasplatten gepressten Froscheier, bei denen nach den Versuchen von O. Hertwig (1893) und G. Born (1893) die Veränderung der Gestalt wohl auf die Richtung der Zelltheilungen, nicht aber der Medianebene von Einfluss ist, und unterscheiden sich wesentlich von den Seeigeleiern, bei denen nach Boveri's (1901, p. 160) Beobachtungen mit der Gestalt auch die Richtung der Medianebene abgeändert werden kann.

Ferner folgt aus diesen Fällen, denen sich eine Anzahl anderer anreihen liesse, dass zwischen schräger Schnürung und Defectbildung eine ursächliche Beziehung besteht, derart, dass sich das defecte Vorderende auf derjenigen Hälfte des

Keims entwickelt, von der die Medianebene des virtuellen Embryos abgewendet ist. Dieser Schluss wird dadurch nicht erschüttert, dass der cyclopische Defect ausnahmsweise auch an beiden Köpfen auftritt, wie ich weiter unten mittheilen werde; denn es wird ja nicht die auch sonst unhaltbare Behauptung aufgestellt, dass die bei schräger Schnürung eintretenden Entwicklungsbedingungen die einzigen seien, unter denen cyclopische Defectbildung entstehen kann. Dagegen liegt eine unzweifelhafte Schwierigkeit in der Thatsache, dass bei schräger Schnürung auch beide Köpfe normal ausgebildet werden können; ich habe das freilich nur ein einziges Mal beobachtet, in dem früher mitgetheilten Fall (1901, 2, p. 236, fig. 7—9), dessen weitere Entwicklung ich kürzlich (1903, 1, p. 558; tab. 17, fig. 6, tab. 18, fig. 4—6) näher beschrieben habe. Ich schiebe es auf die äusserst schwache Schnürung, dass die Verdoppelung trotz der schrägen Ligatur so regelmässig wurde. Diese Fälle müssen natürlich bei der schliesslichen Erklärung der Defectbildung mit in Rechnung gezogen werden, doch scheinen sie mir das allgemeine Ergebniss nicht zu beeinträchtigen, dass zwischen schräger Schnürung und ungleicher Ausbildung der beiden Vorderenden die oben formulirte Beziehung besteht.

Welcher Art nun im Einzelnen der ursächliche Zusammenhang ist, warum auf der minder begünstigten Seite des Keims ein kleineres Vorderende entsteht und warum aus diesem ein defectes Hirn statt eines normalen von verkleinerten Dimensionen, diesen Fragen treten wir zweckmässiger Weise erst näher, wenn wir den Bau der Defectbildungen im spätern Entwicklungsstadium an einigen Beispielen kennen gelernt haben. Wir beginnen am besten mit einem ausgesprochenen, aber nicht extremen Fall von Cyclopie.

Das zu beschreibende Object (00, 124) war im Zweizellenstadium eingeschnürt worden; es entwickelte sich im Laufe von 11 Tagen zu einer Doppelmissbildung vom Typus des Janus parasiticus asymmetros. Schon in der äussern Ansicht liess sich erkennen, dass der (vom Hauptembryo aus gerechnet) rechte Vorderkopf im Wesentlichen normal ist, mit 2 Augen und Riechgruben in normaler Lage, der linke dagegen defect, und zwar in der für die Cyclopie charakteristischen Weise (Fig. L). Die beiden Augen, statt durch Vorderhirn und Riechgruben von einander getrennt zu sein, stossen in der Mittellinie mit ihren ventralen Theilen zusammen, so dass der fötale Augenspalt des einen Auges in den des andern über-

geht. Ueber diesem Doppelauge liegt die einheitliche Riechgrube. — Der Embryo wurde in schräger Richtung geschnitten (Taf. 23, Fig. 2—5), aus der Serie wurde nach Kastschenko's Methode eine Reconstruction der Oberfläche des Doppelhirns und seiner Adnexa hergestellt (Taf. 23, Fig. 1).

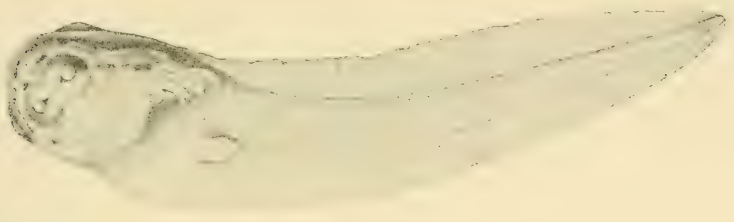


Fig. L.

Larve von *Triton taeniatus* (00, 124) mit sehr schwacher Verdoppelung des vordern Körperendes; der rechte Kopf (fast ganz verdeckt) ist normal, der linke cyclopisch defect. An der Figur sieht man das cyclopische Doppelauge mit getrennten Linsen, darüber die einheitliche Riechgrube. 15 : 1. Vgl. Taf. 23, Fig. 1—5.

Die beiden Vorderköpfe schauen nach fast genau entgegengesetzten Seiten (Fig. 1). Die Vorderhirne sind völlig getrennt, ebenso die Paraphysen der Zwischenhirne; die Hinterenden dieser letztern oder erst die Vorderenden der Mittelhirne treffen auf einander. Von der Vereinigungsstelle geht es wieder nach vorn und hinten aus einander: nach hinten zu einem normal aussehenden Mittel- und Hinterhirn mit normalen Hörblasen, nach vorn zu einem Medullarstummel, der sich erst stark verjüngt, dann wieder kolbig anschwillt und an seinem distalen Ende zwei Hörblasen von verschiedener Grösse angelagert hat. Die beiden Componenten der Doppelmissbildung sind also in der für den Janus charakteristischen Weise übers Kreuz verbunden; man kann sich den Medullarstummel aus zwei Längshälften zusammen gesetzt denken, von denen die eine zum rechten, die andere zum linken Kopf gehört. Ueber diese von mir oft beobachteten und auch schon mehrfach erwähnten Bildungen denke ich später ausführlicher zu berichten.

Von den beiden Vorderköpfen ist der rechte wohl entwickelt, wie schon die äussere Ansicht zeigte. Das Vorderhin (Fig. 1—4 *V. H.*) ist regelrecht in die beiden Bläschen gegliedert (Fig. 1 u. 2); rechts und links liegt ihnen das Epithel der normalen, offenen Riechgruben an (Fig. 1, 3, 4 *fov. olf.*), an die der Nerv von hinten tangential

heran tritt (Fig. 1, *N. olf.*). Die Augen (Fig. 1—5 *oc.*) sind annähernd normal, das linke (innenständige) ist kleiner als das rechte (aussenständige), seine Linse etwas in die Retina eingedrückt (Fig. 4); beide Augen hängen in normaler Weise durch den N. opticus (Fig. 1 *N. opt.*) mit dem Zwischenhirn zusammen. Zwischen die beiden Vorderhirnbläschen schiebt sich die Paraphyse des Zwischenhirns ein (Fig. 1, 2 *pp*).

Von diesem normalen Vorderabschnitt des Hirns lässt sich der cyclopisch defecte der andern Hälfte dadurch ableiten, dass man sich an der Medullarplatte, aus der er entstand, einen medianen Streifen ausgefallen denkt. Man kann dabei zweckmässiger Weise eine reconstruirte Ventralansicht (Taf. 1, Fig. 10) und Seitenansicht (1902, tab. 17, fig. 4) zu Hilfe nehmen. Die in der Verwachsungsnaht der Medullarwülste gelegene Paraphyse wird von dem Ausfall nicht betroffen (Taf. 23, Fig. 1 u. 2 *pp*[1]), dagegen ist das Vorderhirn ungegliedert (Fig. 1—3 *V. H.*[1]), und der basale Theil des Zwischenhirns sammt den Augenstielen fehlt, so dass die Augen mit ihren ventralen Hälften zusammenstossen (Taf. 1, Fig. 1, 4, 5 *oc*[1]). In Folge dessen gehen die fötalen Augenspalten, die sich auf der Ventralseite der primären Augenblase bilden (1902, tab. 17, fig. 2 u. 4), in einander über, wie schon von aussen zu sehen war (Fig. L auf S. 437). In den Winkel zwischen ungegliedertem Vorderhirn und Doppelauge ist die einheitliche Riech„grube" eingelagert (Fig. 1—3 *for. olf*[1]), ein nach aussen abgeschlossenes Bläschen, welches seine Zusammensetzung aus zwei Componenten ausser durch seine mediane Lage auch dadurch verräth, dass es zwei Riechnerven besitzt (Fig. 1, *N. olf*[1]). Die Vorstellung, dass mediane Theile der Medullarplatte und folglich des Hirnbodens ausgefallen sind, soll zunächst nur dazu dienen, die Auffassung der allgemeinen Formverhältnisse zu erleichtern, ohne über ihr Zustandekommen etwas auszusagen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass wir es in diesem Falle mit derjenigen Art von Defectbildung zu thun haben, welche als Cyclopie oder Cyclencephalie bezeichnet wird. Man vergleiche, um sich dessen zu vergewissern, nebenstehende Abbildung eines menschlichen Cyclopen mit Fig. L auf S. 437 und Fig. 1 auf Taf. 23 und nehme dazu die Beschreibung, welche unter andern Marchand in seiner zusammenfassenden Arbeit über Missbildungen (1897, p. 108) giebt: „In der am meisten ausgebildeten Form ist nur ein in der Mitte des Gesichts gelegenes Auge in einer einfachen Orbita vorhanden, die Nase fehlt, an Stelle derselben findet sich ein fleischiger Rüssel ober-

halb des Auges mit einem einfachen oder doppelten Nasenloch an der Spitze. Der Schädel ist abnorm klein; das Gehirn zeigt ein ziemlich normal entwickeltes Mittel- und Hinterhirn, aber ein einfaches Grosshirn, indem beide Grosshirnhemisphären zu einer hufeisenförmigen Masse ver-

Fig. M.

Typischer Fall von Cyclopie beim Menschen; aus Ahlfeld 1880, tab. 46, fig. 1.

schmolzen sind; die Windungen sind unregelmässig und vereinfacht; der Balken fehlt in Folge der Verwachsung der Hemisphären. Zu dem einfachen Bulbus geht ein einfacher N. opticus."

Was nun bei meinem Object den feinern Bau zunächst des cyclopischen Auges betrifft, so können wir es uns aus zwei normalen Augen zusammengesetzt denken, von deren ventraler Fläche eine kleine Kuppe abgeschnitten wurde, der Art, dass die fötalen Augenspalten in einander übergehen und die Augenaxen einen Winkel von etwa 70° mit einander bilden (Taf. 23, Fig. 5). Wie am wohl ausgebildeten Kopf der andern Seite das innenständige Auge kleiner ist als das aussenständige (Fig. 1 und 4), so am defecten Kopf die innenständigen Componente des Doppelauges, Retina sowohl als Linse (Fig. 1 und 5). Die mediane Furche zwischen den beiden Componenten schneidet auf der Oberseite, wo die Riechgrube aufliegt, viel tiefer ein als auf der Unterseite. In der Oberflächenansicht erscheint sie im Allgemeinen dadurch etwas flacher, dass sich das Pigmentepithel von der Stäbchenschicht abgehoben hat (Fig. 5). Die Stäbchenschichten der beiden Augen gehen auf dem Schnitt, welcher die fötalen Augenspalten enthält, und ebenso auf einer grössern Anzahl von Schnitten darüber und darunter glatt in einander über (Fig. 5), auf wenigen Schnitten auch die reticulären

Schichten, die auf Fig. 5 noch getrennt sind. Die Ebene, welche die Mittelpunkte der beiden wohlausgebildeten Linsen enthält, annähernd dem Schnitt der Fig. 5 entsprechend, liegt etwas höher als der gemeinsame fötale Augenspalt, daher ist auf dem genannten Schnitt die Pars ciliaris retinae, welche jenen Spalt von oben her begrenzt, noch getroffen; zwei Schnitte tiefer verschwindet sie. Von grösstem Interesse ist der Verlauf des N. opticus. Durchmustert man die Schnittserie von oben nach unten, so schliesst sich an das unvollkommen gegliederte Vorderhirn (Fig. 1—3 *V. H*[1]) das äusserst defecte Zwischenhirn an (Fig. 4 *Z. II*[1]). Aus ihm entspringt ein unpaarer Nerv (Fig. 4 *N. opt.*[1]), der dicht unter der Riechgrube hinweg auf die Medianfurche des Doppelauges zu verläuft und deutlich in die Pigmentschicht desselben eindringt. Auf dem nächsten Schnitt nach unten, wo das Pigmentepithel schon etwas von der Stäbchenschicht abgehoben ist, ist der Nerv wieder zu sehen, wenn auch äusserst dünn, und lässt sich so als eben noch wahrnehmbarer Strang in der Medianebene des Doppelauges verfolgen; nicht ganz bis zur innern Oberfläche der Retina, sondern bloss bis über die reticuläre Schicht hinaus. Von diesem Punkt aus verlaufen ziemlich starke Faserbündel nach rechts und links in der Richtung auf die Linsen zu und gelangen an die innere Oberfläche der Retina, wo sie sich verbreiten.

Ein Verständniss dieses Verlaufs des Opticus kann bloss aus der Entwicklung des Cyclopenauges gewonnen werden, welche sich jetzt, da eine sichere Methode zu seiner Erzeugung gegeben ist, exact wird feststellen lassen und sehr interessante Aufschlüsse verspricht. Vorläufig sind wir auf Hypothesen angewiesen. Zwei Erklärungsweisen sind möglich; beide sind auf die in der Natur vorkommenden Fälle von Cyclopie angewandt worden. Entweder waren die Anlagen der Augen des cyclopisch defecten Kopfes von Anfang an einheitlich, d. h. sie stellten eine äusserlich zusammenhängende Masse dar, wenn sie auch ihrer innern Entwicklungstendenz nach zwei Augen oder Teilen von ihnen entsprachen; oder aber, die Anlagen waren äusserlich getrennt und sind erst nachträglich mit einander verschmolzen, als primäre oder secundäre Augenblase. Diese letztere Ansicht wurde schon von MECKEL (1826) vertreten, ob noch früher, weiss ich nicht; neuerdings scheint sie manchen Autoren, z. B. v. HIPPEL (1900, p. 98) durch die bekannten BORN'schen Verwachsungsversuche eine besonders haltbare Stütze gewonnen zu haben. Ich habe gegen die gar zu

ausgiebige Verwendung dieser Annahme das Bedenken geltend gemacht (1903, 1, p. 564), dass die grosse Regelmässigkeit, welche die verdoppelten Gebilde manchmal zeigen, bei Annahme einer secundären Verwachsung, die doch nicht ohne einen gewissen deformirenden gegenseitigen Druck eintreten kann, nicht wohl verständlich wäre. Hierin stimmte ich, wie ich nachträglich sehe, mit Fischel (1903) überein, der sich kurz vor mir folgendermaassen geäussert hatte (p. 289): „Ist dagegen der beiden Körpern gemeinsame Theil ganz regelmässig gebaut, d. h. sind gleichartige Theile mit einander in der Weise verschmolzen, dass sie zusammen zwar ein Zwillingsindividuum, aber von regelmässigster Form, darstellen, so liegt keine Verwachsung in dem frühern Sinne des Aufeinanderwachsens und spätern Verschmelzens vor, sondern hier waren schon in einem sehr frühen Entwicklungsstadium die zur Bildung der betreffenden Körpertheile bestimmten, aber noch nicht zu bestimmten Organen differenzirten Zellmassen beider Embryonalanlagen in eine einzige Masse zusammengeflossen, aus der sich dann das spätere Verschmelzungsproduct von vornherein in ganz regelmässiger Weise herausdifferenzirte." Gegen die Verwerthung der Born'schen Versuche macht derselbe Autor den sicher berechtigten Einwand (p. 288): „dass bei diesen Versuchen Wundflächen an einander gelegt wurden, deren Verwachsung gewiss sehr viel leichter möglich ist als diejenige zweier embryonaler Körper", was wohl auch für einzelne Organanlagen wie zwei primäre Augenblasen wahrscheinlich ist. Jedenfalls aber darf man sich nicht bei dieser Annahme beruhigen, so lange die ihr entgegenstehende mindestens den gleichen Grad von Wahrscheinlichkeit besitzt.

Obwohl die sichere Entscheidung der Frage erst durch die lückenlose Untersuchung der Entwicklung gebracht werden kann, ist es vielleicht zweckmässig, sich jetzt schon klar zu machen, wie diese Entwicklung wohl verlaufen müsste, wenn, wie ich für äusserst wahrscheinlich halte, das Doppelauge im Wesentlichen nicht aus der Verschmelzung zweier getrennter Anlagen hervorgehen sollte, sondern aus einer von Anfang an zusammenhängenden Anlage. Denkt man sich das cyclopische Doppelauge entstanden durch irgendwie bedingte mangelhafte Ausbildung median gelegener Theile der Medullarplatte und des Medullarrohres, so werden bei geringer Ausdehnung des Defects die Augenstiele und -nerven nicht zu beiden Seiten der Basis des Zwischenhirns entspringen, sondern in ihrer Mitte; einen derartigen Fall habe ich kürzlich beschrieben (1903, 1 tab. 21, fig. 10).

Bei stärkerm Defect werden die Augenstiele und -nerven von der Mittellinie her kürzer sein, die Augen näher zusammen stehen: sowie sie aber einander so weit genähert sind, dass sie mit ihrer normaler Weise ventralen, jetzt medianen Fläche an einander grenzen oder gar zusammenhängen, dürfte gar kein freier Augenstiel und -nerv mehr entstehen, wenn man jede nachträgliche Verwachsung ausschliessen will, und bei noch höherm Grad der Einheitlichkeit müsste der Fall eintreten können, dass sich die primäre Augenblase bei der Umwandlung in den Augenbecher ganz vom Hirn abschnürt, und ohne nervösen Zusammenhang mit dem Hirn frei im umgebenden Bindegewebe liegt. Auf diese letztere Möglichkeit komme ich gleich zurück. Wie verhält es sich aber mit dem Opticus des Doppelauges, welches aus zwei fest verbundenen, aber deutlich zu unterscheidenden Componenten besteht, wie das vorhin beschriebene? Wir sahen, der Opticus ist hier ein ziemlich langer, ringsum freier Nervenstrang der das Tapetum nigrum und die Retina an der ideellen Grenze ihrer beiden Componenten, also median, durchsetzt und sich dann auf die rechte und linke Hälfte vertheilt. Bei rein ventraler Verschmelzung der Augenbecher und bei Ausschluss einer nachträglichen Verwachsung ist diese Thatsache nicht zu erklären; das Auge dürfte dann wohl überhaupt keinen Opticus besitzen. Will man also nachträgliche Verwachsung ausschliessen — und die Regelmässigkeit des Gebildes legt das nahe —, so ist man zu der Annahme gedrängt, dass die Verschmelzung keine streng ventrale ist, dass demnach die fötalen Augenspalten in jüngern Entwicklungsstadien einen etwas andern Verlauf hatten als jetzt. Ich vermuthe, dass sich von der Stelle ab, wo die quer gerichteten Spalten der beiden Augen zusammentreffen, ein gemeinsamer Spalt in der Medianebene nach unten erstreckte, wie es die nebenstehenden schematischen Figg. N u. O in der Oberflächenansicht und auf dem Medianschnitt zeigen. Diese Annahme stützt sich nicht bloss auf jene allgemeinen Erwägungen, sondern es lässt sich auch eine specielle Beobachtung für sie geltend machen. Es scheint nämlich noch ein Rest jener medianen Spalte erhalten zu sein. An dem Schnitt durch das Doppelauge, Taf. 23, Fig. 5 *oc*^{1}, zeigt sich die Retina in der Medianebene stark eingebogen, mehr als das Pigmentepithel, in Folge dessen sich beide Theile von einander abheben. Auf den untersten Schnitten nun ist diese Einziehung noch tiefer und schärfer, und von hier aus erstreckt sich ein enger Canal in der Medianebene nach aussen und oben, erst mit deutlichem Lumen, von radiär angeordneten Zellen

umstellt, dann undeutlich werdend, nur noch an der Stellung der Zellen zu erkennen. So lässt er sich durchverfolgen bis an den Punkt, an den mehr von oben her, auch in der Medianebene, der Opticus hinzieht. Ich wüsste kaum eine andere Erklärung für diesen Canal als die schon angedeutete, dass er nämlich der Rest eines beiden

Fig. N.

Fig. O.

Augen gemeinsamen fötalen Augenspaltes ist. Der Opticus wäre dann von unten her tiefer ins Innere der Retina versenkt, wie das ja beim Coloboma retinae in der Regel der Fall ist.

Fig. P

Entwicklung unter schräger Schnürung. Beginn der Gastrulation (12./6. 10.35 Vm.). Medianebene und Ligatur bilden mit einander einen spitzen Winkel. 27 : 1.

Ehe ich nun auf weitere Einzelheiten, namentlich die eigenthümliche Form der einheitlichen Riechgrube, näher eingehe, will ich über einen Fall noch hochgradigern Defects berichten, bei dem das Cyclopenauge in seiner äussern Form wie in seiner innern Structur kaum noch eine Spur davon aufweist, dass es einem verschmolzenen rechten und linken Auge entspricht. Der betreffende Keim (01. 94) wurde am 11. 6. 01. 10.15 Vm. längs der ersten Furche mässig stark eingeschnürt. Am nächsten Tag begann die Gastrulation; der Urmund stand 10.35 Vm. schräg zur Ligatur, wie die Fig. P

zeigt, also so, dass die Medianebene des Keims nach links von der Ligatur abwich. Auf dieser Seite war demnach mit Sicherheit das normal ausgebildete Vorderende zu erwarten, auf der andern Seite das mehr oder weniger defecte. Zunächst war davon natürlich

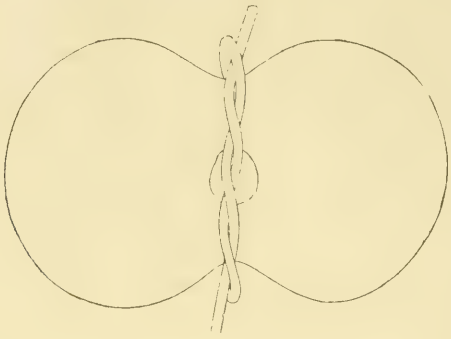


Fig. Q.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Dasselbe Object wie Fig. P, Urmund kreisförmig, ziemlich klein (12. 6. 9.30 Nm.); ist in diesem Entwicklungsstadium nicht von einem median oder frontal geschnürten zu unterscheiden. 27 : 1.

nichts weiter zu bemerken; als der Urmund kreisförmig geworden war, Fig. Q, sah der Keim aus wie ein median geschnürter und

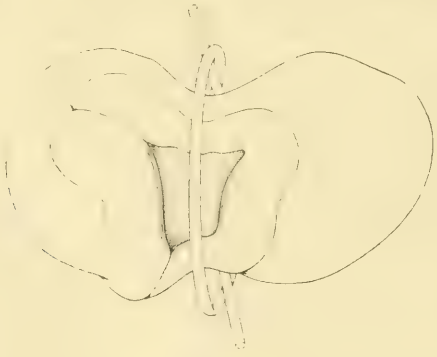


Fig. R.

Entwicklung unter schräger Schnürung. Dasselbe Object wie Fig. P u. Q, Medullarwülste im Schluss begriffen (14./6. 3.40 Nm.). Schwache vordere Verdoppelung; das linke Vorderende normal ausgebildet, das rechte beträchtlich kleiner. 27 : 1.

unterschied sich auch von einem frontal geschnürten nur wenig. Als aber am nächsten Tag die Medullarwülste auftraten, war mit aller Deutlichkeit zu erkennen, dass von den beiden Vorderenden das linke grösser war als das rechte, Fig. R, und als 8 Tage später, am 22. 6.

10.30 Vm., der ziemlich weit entwickelte Embryo conservirt wurde, zeigte schon die Oberflächenansicht, dass der linke Kopf normal entwickelt war, mit Augen, Riechgruben, Kieferbogenfortsätzen in der richtigen Anordnung, der rechte dagegen stark defect, Fig. S, mit nur einem

Fig. S.

Larve von *Triton taeniatus*, dasselbe Object wie Fig. P—R, nach 11tägiger Entwicklung. Sehr schwache vordere Verdoppelung, das linke Vorderende normal, das rechte cyclopisch defect. Vom linken Kopf ist in der Figur bloss das rechte Auge zu sehen und der rechte Kieferbogenfortsatz; vom rechten Kopf das einheitliche Cyclopenauge, darüber die einheitliche Riechgrube, darunter die beiden dicht zusammengerückten Kieferbogenfortsätze. 15 : 1. Vgl. Taf. 23, Fig. 6—9.

Auge, einer Riechgrube und zwei dicht neben einander stehenden Kieferbogenfortsätzen. Noch deutlicher wurde das durch die Untersuchung auf Schnitten und die Reconstruction, Taf. 23, Fig. 6—9. Was die äussere Oberfläche anlangt, so sind die Kiemen beschaffen wie bei einem normalen Embryo dieses Alters; die Kieferbogenfortsätze dagegen entsprechen wie immer in Zahl und Anordnung den Augen, Fig. 6 und 9. Die beiden Stummel unter dem einheitlichen Auge entspringen gemeinsam und sind auch in ihren distalen Theilen stellenweise mit einander verlöthet. Die Missbildung ist, wie namentlich Fig. 6 deutlich zeigt, eine gewöhnliche Duplicitas anterior, ohne den für den Janus charakteristischen, im Gabelungswinkel entspringenden Medullarstummel. Die Trennung geht nicht weit nach hinten, schon das Mittelhirn ist einfach, ebenso natürlich das Hinterhirn mit den Hörblasen, Fig. 6 und 9. Linkes Vorder- und Zwischenhirn sind mit ihren Adnexen wohl entwickelt. Das Vorderhirn ist regelrecht in die beiden Bläschen gegliedert, von denen das rechte (innenständige) etwas kleiner ist als das linke. Die Augen sind etwa gleich gross, sie hängen durch gut ausgebildete Sehnerven mit ihrem Zwischenhirn zusammen. Zwischen Vorderhirn und Augen wie normal die Riechgruben; auch Epiphyse und Paraphyse normal.

Im Gegensatz hierzu ist der rechte Kopf stark defect. Das Vorderhirn ist wieder unvollkommen gegliedert (Taf. 23, Fig. 6 und

7 *V. II*[1]), die Riechgrube ein allseitig geschlossenes Bläschen mit engem Lumen (Fig. 6 und 7 *fov. olf*[1].), über dem Auge gelegen; das Auge selbst ganz einheitlich, fast nicht von einem normalen zu unterscheiden (Fig. 6 und 8): kurz, ein typischer Cyclops, aber in allen Theilen höhern Grades als der vorhin beschriebene.

Um etwas ins Detail zu gehen, so unterscheidet sich der Bau des cyclopischen Auges nur in wenigen Punkten, unter denen allerdings einer sehr wichtig ist, von dem eines normalen. Was die gröbern Formverhältnisse anlangt, so ist der äussere Contur mit der leichten Einbuchtung auf der obern Seite (Fig. 8 auf S. 445) abnorm, ebenso die Oeffnung des Augenbechers etwas zu breit (Taf. 23, Fig. 8). Die Linse dagegen scheint ganz normal (Fig. 8). Die reticuläre Schicht der Retina, welche bei den Augen des andern Kopfes eben bemerklich wird (Fig. 8 *oc*), fehlt beim Cyclopenauge: vielleicht bloss ein kleines Zurückbleiben in der Entwicklung, vielleicht aber auch ein sehr bedeutungsvoller Defect. Die interessanteste Eigenthümlichkeit dieses Auges ist aber das völlige Fehlen des Opticus; weder in der Retina noch am hintern Umfang des Tapetum nigrum noch auch am Hirn liess sich eine Spur von ihm entdecken. Dieselbe Beobachtung hatte ich schon früher gemacht (1903, p. 615). Zunächst ist nun wohl mit grosser Wahrscheinlichkeit auszuschliessen, dass der Opticus in jüngern Stadien vorhanden war und sich secundär zurückbildete. Einmal ist unser Stadium selbst noch sehr jung; die Rückbildung müsste sehr früh eingesetzt haben, um jetzt so vollständig abgelaufen zu sein, dass keine Spur eines Nerven mehr aufzufinden ist. Ferner sieht das Auge mit seiner Linse genau so gesund und lebenskräftig aus wie ein normales. Auch dass der Opticus abgerissen ist, lässt sich nicht wohl annehmen; denn wenn das Auge etwas vom Zwischenhirn abgedrängt worden sein sollte, was ja nach Fig. 6 und 8 nicht unwahrscheinlich ist, so wäre doch eher zu erwarten, dass der Opticus einem Zuge nachgegeben hätte; jedenfalls aber müsste man entweder am Auge oder am Zwischenhirn noch Spuren von ihm auffinden können.

So sicher es nun aber einerseits ist, dass jetzt keine Verbindung mit dem Hirn mehr besteht, und so wahrscheinlich, dass ein eigentlicher nervöser Zusammenhang niemals bestand, so gewiss ist es andrerseits, dass die Augenblase aus dem primären Vorderhirn hervorging, dass also wenigstens in diesem Stadium beide Theile noch zusammenhingen. Wann wurden sie nun getrennt und wodurch?

Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass bei so hochgradiger Cyclopie die Augenblase sich während der Umwandlung in den Augenbecher ganz vom Hirn abschnüren kann. Wenn das Cyclopenauge so einheitlich ist wie in dem vorliegenden Fall, so entsprechen seine beiden Componenten aus denen man es sich zusammen gesetzt denken muss, bei reiner oder vorwiegend ventraler Verschmelzung den dorsalen Theilen zweier normaler Augenbecher. Man kann sich das leicht an dem nebenstehenden Schnitt durch einen Kopf mit zwei normalen Augenbechern klar machen. Die Theile des Augenbechers und der Linsenanlage, aus denen sich das einheitliche Cyclopenauge zusammen setzt, sind in dunklerm Ton gehalten. Nach den Anstichversuchen an der Medullarplatte von Froschembryonen (1903, 2) ist

Fig. T.

Querschnitt durch den Kopf einer *Triton*-Larve in der Höhe der Augenbecher und Augenstiele (vgl. 1903, 1, Taf. 18, Fig. 3). Dunkler sind diejenigen Theile des Augenbechers und der Epidermis, denen bei rein ventraler Verschmelzung das einheitliche cyclopische Auge und seine Linse entspricht.

es wahrscheinlich, dass schon in der Medullarplatte, um so mehr an der primären Augenblase das Material für die Retina irgendwie vorbestimmt ist; in dem Zeitpunkt, wo die Augenblase sich in den Augenbecher umwandelt, muss auch der später dorsale und ventrale Theil different geworden sein, sonst würde nicht der Augenstiel in der typischen Weise entstehen, wie es Fig. T zeigt. Ist das aber richtig, so setzt sich das Cyclopenauge bei rein ventraler Verschmelzung schon im Stadium, wo die primäre Augenblase in den Augenbecher übergeht, aus 2 dorsalen Theilen zusammen und die Folge hiervon müsste sein, dass ihre Abgliederung vom Vorderhirn nicht Halt macht, wenn ein Augenstiel von der gewöhnlichen Stärke entstanden ist, sondern weiter geht bis zur völligen Abschnürung der Augenblase. Ob sich das so verhält, wird sich durch die Beobachtung jüngerer Stadien entscheiden lassen: so weit mir solche bis jetzt zu

Gesicht kamen, sind sie meiner Deutung durchaus günstig, wie ich gleich näher ausführen werde.

Man wird vielleicht finden, dass die Erklärungen, welche ich bei den beiden Cyclopenaugen, dort für das Vorhandensein und hier für das Fehlen des Opticus gebe, sich in ihrer Tendenz widerstreben. Das scheint mir aber nicht der Fall zu sein. Denn einmal könnte eine gewisse Regulation in allen Fällen einsetzen, aber nur bei geringem Grad der Einheitlichkeit noch ausreichen, um die Entstehung eines Augenstiels zu sichern, während sie in so extremen Fällen, wo das Cyclopenauge ganz einfach ist, nicht im Stande wäre, die völlige Abschnürung der Augenblase vom Hirn zu verhindern. Dann aber dürften selbst Fälle vorkommen, wo ein ganz einheitliches Auge einen Opticus besitzt, ohne dass dadurch meine Erklärung für die Fälle, wo der Opticus schon in frühen Stadien fehlt, ausgeschlossen würde. Denn es könnte der Defect statt der ventralen Theile auch vorwiegend die lateralen treffen. Dann würde ein einheitlicher Augenbecher mit ventral gelegenem Augenstiel und fötalem Augenspalt entstehen können. Wohl zu unterscheiden von dieser Einäugigkeit, wo das eine Auge ein bilateral-symmetrisches Gebilde ist, dessen Symmetrieebene mehr oder weniger mit der des defecten Kopfes zusammenfällt, wäre die eigentliche Monophthalmie, bei der das eine vorhandene Auge dem linken oder rechten entspricht. Es ist wohl möglich, dass auch solche Fälle in Folge von Schnürung auftreten, dann nämlich, wenn aus irgend einem Grund der innenständige Medullarwulst des einen Vorderendes so schmächtig ist, dass er keine Augenblase zu bilden vermag.

Bevor wir nun in der Analyse weiter schreiten, möchte ich einige bei früherer Gelegenheit offen gelassene Fragen wieder aufnehmen, da sie jetzt erledigt werden können und zugleich meine soeben aufgestellte Hypothese weiter begründen helfen. Ich habe vor Kurzem (1903, 1) einige Fälle vorderer Verdopplung mitgetheilt (p. 607—617), durch Schnürung während der Gastrulation hervorgerufen. In diesen Fällen war fast ausnahmslos der eine Kopf defect, und zwar, wie ich jetzt sehe, durchweg in der für Cyclopie charakteristischen Weise. Ich habe diese Thatsache, die ich während der Abfassung jener Arbeit wohl vermuthet, aber noch nicht sicher erkannt hatte, schon in zwei kurzen Anmerkungen angedeutet, möchte aber doch mit ein paar Worten auf die einzelnen Fälle zurückkommen und einige ergänzende Bemerkungen hinzufügen.

Beim ersten dieser Fälle (1901, 2, p. 609—611, tab. 21, fig. 1—3)

habe ich nur nachzutragen, dass das cyclopische Auge, wie meine Hypothese verlangt, keinen Opticus besitzt; alles übrige der Erwähnung werthe ist schon in den beiden Anmerkungen auf p. 610 angeführt.

Von grossem Interesse ist dagegen der zweite Fall (01, 22; p. 611 612, tab. 21, fig. 4—6), weil er bis ins Einzelne dem Object entspricht, welches ich vorhin (S. 443—446, Taf. 23, Fig. 6–9) geschildert habe, und dabei beträchtlich jünger ist. Schon die äussere Form ist genau dieselbe. Die äussern Kiemen sind in beiden Fällen normal, ebenso die Kieferbogenfortsätze des linken Kopfes; die des rechten Kopfes dagegen sind dicht zusammengerückt und an ihrer Basis verwachsen. Die Verdopplung des Hirns geht gleich weit nach hinten; linkes Vorder- und Zwischenhirn mit Augen und Riechgruben sind in gleicher Weise normal, dieselben Theile des rechten Kopfes in gleicher Weise defect. Schon aus diesen Thatsachen lässt sich ein wichtiger Schluss ziehen. Es ist nicht anzunehmen, dass die Kieferbogenfortsätze des ältern Kopfes in jüngerm Stadium weiter getrennt waren und erst im Lauf der Entwicklung so eng zusammen gerückt sind; hiezu scheint bei einem frei und oberflächlich gelegenen Organ jede Veranlassung zu fehlen. Ist das richtig, so sah also der ältere Kopf früher genau so aus wie der jüngere. Nun lehren aber andere Fälle (z. B. 1903, 1; tab. 21, fig. 9), dass der Verschmelzungsgrad der Augen und die Lage jener Forssätze mit einander in fester Beziehung stehen. Also war auch das cyclopische Auge des ältern Falls in jenem jüngern Stadium nicht weiter verdoppelt als später, hatte also seine einheitliche Form schon in jenem Stadium erreicht. Dadurch wird es natürlich wieder etwas unwahrscheinlicher, dass diese Einheitlichkeit nicht schon in der ersten Anlage des Augenbechers vorgebildet war, sondern erst durch nachträgliche Verschmelzung aus zwei getrennten Bestandtheilen entstanden ist. — Ein Opticus ist bei diesem jüngern Object noch nicht ausgebildet; die Verbindung zwischen Augenbecher und Hirn wird durch den noch dicken Augenstiel vermittelt (tab. 21, fig. 5). Es ist daher von besonderer Wichtigkeit, dass schon bei diesem Object kein Zusammenhang zwischen dem cyclopischen Auge und dem Hirn mehr nachweisbar ist. Die beiden Organe sind dicht an einander gelagert, und die Schnittrichtung ist ziemlich parallel zur Berührungsfläche, so dass eine ganz einwandfreie Entscheidung schwer zu treffen ist; jedoch glaube ich mit Sicherheit sagen zu können, dass kein Augenstiel vorhanden ist. Nebenbei be-

merkt, habe ich auch ein noch jüngeres Object untersucht (99, 46), ohne einen Zusammenhang zwischen dem eben gebildeten Augenbecher und dem Hirn auffinden zu können; jedoch fehlt es mir bis jetzt noch an einem ganz schlagenden Beispiel aus dieser frühen Entwicklungsperiode, so dass ich meine Ansicht über das Fehlen des Opticus bloss als Hypothese äussern möchte.

Beim dritten hierher gehörigen Object (01, 30; p. 614/616, tab. 21, fig. 9—12) wurde schon angegeben, dass eine deutliche Verbindung zwischen cyclopischem Auge und Hirn nicht nachweisbar sei; mehr kann ich auch nach erneuter sorgfältiger Untersuchung der Schnittserie nicht sagen, da die betreffenden Theile so dicht an einander gepresst sind, dass eine etwa vorhandene Verbindung leicht der Beobachtung entgehen könnte.

Bei dem letzten der eben genauer beschriebenen Objecte (01, 30) ist ausser dem linken Kopf auch der rechte defect, freilich in viel geringerm Maass (1903, tab. 21, fig. 10). Auf die allgemeine Bedeutung dieses Vorkommens für die Erklärung des cyclopischen Defects werde ich später zurückkommen; jetzt interessirt uns der Fall deshalb, weil dieser geringe Grad des Defects dem normalen Verhalten am nächsten steht und daher das eine Ende einer Reihe bildet, welche über die Fälle von Cyclopie mit theilweise und ganz einheitlichem Doppelauge hinüber führt zu dem andern Extrem, wo die Augenblasen überhaupt nicht zur Anlage kommen.

Ein solcher Fall von Triocephalie (00, 143) ist auf Taf. 1, Fig. 10 und 11 dargestellt. Der Keim war am 20./6. 00 im Morula- bis Blastula-Stadium stark eingeschnürt worden. Es entstand eine weit nach hinten getrennte Doppelbildung, deren Hälften im Neurulastadium, drei Tage nach der Schnürung, durch Druck mit einer Pincette vollends von einander gelöst wurden, nachdem die Ligatur vorher entfernt worden war. Aus der einen Hälfte entwickelte sich nun ein normaler Embryo mit lebhafter Blutcirculation, prompter Reaction auf alle Reize, raschen normalen Schwimmbewegungen. Beim Embryo der andern Hälfte war das Vorderende defect, schien keine Augen zu haben; ebenso fehlten äussere Kiemen und Blutcirculation. Das Thier bewegte sich weniger rasch, klappte bei Berührung oft bloss nach der einen Seite zusammen; seine ganze Oberfläche war nicht recht straff. 13 Tage nach Vornahme der Schnürung, am 3./7., wurden die beiden Embryonen conservirt. Die aus den Horizontalschnittserien hergestellten Reconstructionen sind

auf Taf. 23, Fig. 10 und 11 wiedergegeben. Der eine Embryo, Fig. 10, scheint von der Norm bloss in dem einen Punkt abzuweichen, dass sein linkes Auge etwas zu klein ist. Der andere Embryo dagegen, Fig. 11, hat ein hochgradig defectes Vorderende. Aeussere Kiemen und Kiemendeckel, beim andern Embryo wohl entwickelt, fehlen hier vollständig; an Stelle der Beinstummel mit den zwei schon sichtbaren Zehenanlagen finden wir noch kurze ungegliederte Höcker. Von den innern Organen sind vor Allem die vor dem Hinterhirn gelegenen Hirntheile mangelhaft ausgebildet. Statt des Mittel-, Zwischen- und Vorderhirns mit wohl entwickelten Augen, wie sie der andere Embryo aufweist, finden wir hier bloss eine ventralwärts gebogene Masse ohne weitere Gliederung. Aber auch das Hinter- und Nachhirn ist abnorm schmal, so dass die Hörblasen einander beträchtlich genähert sind; das ist charakteristisch für Triocephalie. Chorda und Urwirbel dagegen sind wohl entwickelt.

Von diesem Object habe ich leider die jüngern Stadien nicht gezeichnet; doch ist nach andern Fällen sicher, dass die Doppelneurula etwa ausgesehen hat wie die auf S. 432, Fig. E, abgebildete. Wie gross dagegen der Winkel sein muss, damit die verschiedenen Grade der Cyclopie und Triocephalie entstehen, und welchen Einfluss darauf das Maass der Schnürung hat, muss erst durch besondere Untersuchung festgestellt werden. Das streng Typische dieser Missbildungen berechtigt zu der Erwartung, dass hier ganz feste Beziehungen herrschen, deren Kenntniss uns über eine Anzahl wichtiger Fragen Aufschluss geben würde.

Damit werden wir nun endlich zu der Frage geführt, wie die Entstehung des cyclopischen Defects mit der schrägen Schnürung ursächlich zusammenhängt. Der Erörterung dieser Frage möge die Entwicklung jenes Embryos zu Grunde gelegt werden, an dessen defectem Kopf das cyclopische Auge völlig einheitlich war (S. 443—446, Fig. P—S; Taf. 23, 6—9). Dabei wird es zweckmässig sein, von dem letzten Stadium, dessen wesentliche Anlagen zur Entfaltung gekommen sind, auszugehen, und zunächst zu untersuchen, in welchem Stadium der Entwicklung die Vertheilung und Bestimmung dieser Anlagen stattgefunden hat. Ich möchte die Frage noch concreter fassen. Wenn man den entwickelten Doppelkopf der Fig. 6 auf Taf. 23 mit der Doppelneurula vergleicht, welche Fig. R auf S. 444 wiedergiebt, so lassen sich die einzelnen Theile des wohl ausgebildeten linken Hirns auf bestimmte Regionen des gut entwickelten linken Vorderendes der Medullarplatte zurückführen, d. h. principiell wenig-

stens: im einzelnen ist diese „Topographie der organbildenden Keimbezirke in der Medullarplatte" noch nicht ausgearbeitet. Jedenfalls aber können wir uns die Medullarplatte eingetheilt denken in Territorien von bestimmter prospectiver Bedeutung, und dieselbe Operation können wir mit dem cyclopisch defecten rechten Vorderende vornehmen; in beiden Fällen würde das Bild ein wesentlich verschiedenes werden. Die Frage, um die es sich handelt, ist nun die, ob diese Verschiedenheit eine rein ideelle ist oder ob ihr schon eine mehr oder weniger ins Einzelne gehende Verschiedenheit in der Entwicklungstendenz der einzelnen Zellengruppen entspricht.

Bei der erstern Auffassung, nach welcher die Vorderenden der Medullarplatte aus noch indifferentem Zellenmaterial beständen, würde man zunächst erwarten, dass das kleinere Vorderende sich zu einem normal proportionirten Kopf von verkleinerten Dimensionen entwickelte, nicht aber zu einem defecten Kopf, dem bestimmte Theile fehlen. Diesem Schluss kann man aber durch eine einfache Hilfsannahme entgehen. Es wäre möglich, dass die Augenbecher nicht unter ein gewisses Minimalmaass heruntergehen können, welches etwa zu der Dicke der Hirnwand in einem bestimmten Verhältniss stände; bei Ein- und Ausstülpungsprocessen, wie sie mit der Bildung des Hirns und der Augen verknüpft sind, wäre eine solche Annahme nicht unwahrscheinlich. Wenn nun die Menge des zur Verfügung stehenden Gesammtmaterials unter eine gewisse Grenze herunter sinkt, so wird es nicht mehr im richtigen Verhältniss auf die einzelnen Organe vertheilt: die Augenblasen reissen mehr an sich, als ihnen zukommt, und was an der einen Stelle zu viel gebraucht wurde, fehlt nachher an einer andern. Nach dieser Ansicht käme also normaler Weise die Vertheilung des Materials der Medullarplatte auf die einzelnen Organe, die aus ihr hervorgehen, während der Ein- und Ausstülpungsprocesse zu Stande, durch welche jene Organe entstehen.

Wenn sich diese Auffassung beweisen liesse, so wäre der Gedankengang HERBST's unanfechtbar, der aus der Zahl und Anordnung der Linsen des Cyclopenauges die Abhängigkeit ihrer Entwicklung vom Augenbecher folgert (1901, p. 62): „Entstünden Linse und Augenbecher vollkommen unabhängig von einander, so müssten in den Fällen, wo eine einzige mediane Augenblase entsteht, rechts und links von derselben die beiden Linsen entstehen. Dies ist nun aber nicht der Fall; vielmehr wird auch hier, wo die Augenblase

eine ganz andere Lage als normaler Weise einnimmt, die Linse an der Berührungsstelle der letztern mit dem Ektoderm gebildet. Dasselbe geschieht, wenn die beiden Augenblasen zwar getrennt, aber doch noch abnorm gelagert und einander mehr oder weniger genähert sind." Die Einwände, welche sich Herbst im darauf folgenden Abschnitt selbst macht, setzen im Anschluss an Dareste, aber im Gegensatz zu der in Rede stehenden Annahme voraus, dass schon vor der Entstehung der primären Augenblase „retinabildende Zellengruppen" vorhanden sind, welche auch normaler Weise in der Medianebene liegen, dann aber aus einander weichen, während sie bei Cyclopie an ihrer ursprünglichen Stelle bleiben. Die linsenbildenden Zellen könnten, wie Herbst ausführt, ursprünglich dieselbe mediane Lage haben und ihre definitive Stellung dem Augenbecher gegenüber dadurch gewinnen, dass sie im normalen Fall entsprechend aus einander weichen, bei Cyclopie an ihrer Stelle bleiben. Man muss Herbst vollkommen zustimmen, dass diese Annahme die Verhältnisse nicht gerade vereinfacht; fast unvereinbar aber scheint sie mir mit Dareste's allgemeinerer Hypothese, nach welcher die ursprünglich einfache Augenanlage getheilt wird durch oder unter gleichzeitigem Eindrängen von Zellen, welche vor dem spät erfolgenden Schluss der Medullarwülste aus dem Ektoderm in das Medullarrohr übergehen. Das kann wohl nur von vorn her geschehen und müsste die median gelegenen Linsenbildungszellen in Mitleidenschaft ziehen. — Aber man könnte sich die Vorgänge auch anders und, wie mir scheint, einfacher vorstellen. Die Linsenbildungszellen könnten von der früher bestimmten Augenanlage aus oder im Zusammenhang mit ihr bestimmt werden, wie ja wohl auch beim Seeigelkeim die Stelle, an der sich die vom einwachsenden Darm unabhängige Mundbucht bilden soll, im Zusammenhang mit andern Organanlagen bestimmt wird. Wenn nun die Dareste'sche Annahme nicht zutreffen sollte, — und unentbehrlich ist sie nicht, — wenn die vorausgesetzten Organanlagen in der Medullarplatte schon im Allgemeinen dieselbe Anordnung hätten wie später die ausgebildeten Organe, so liesse sich ohne Weiteres verstehen, warum die Linsen nicht nur beim normalen, sondern auch beim cyclopisch defecten Kopf immer an der richtigen Stelle entstehen, ohne dass ihre Entwicklung vom Augenbecher ausgelöst zu werden braucht. Diese Erklärung, welche der Herbst'schen Beweisführung gefährlich wäre, ist aber bei der oben ausgeführten Annahme, und, wie mir scheint, bloss bei ihr, ausgeschlossen. Denn nach dieser Annahme hätte ja

die Medullarplatte noch keine „retinabildenden Zellen", sondern bloss die Fähigkeit, sich nach bestimmter Proportion zunächst in die Hirnbläschen zu gliedern, das vorderste Bläschen hierauf in secundäres Vorderhirn, Zwischenhirn und primäre Augenblasen, die primären Augenblasen schliesslich in Retina, Tapetum nigrum und Augenstiel. Das Material für die einzelnen Organe würde erst bei diesen Ein- und Ausstülpungsprocessen bestimmt, deren normal proportionirter Ablauf bei der Cyclopie gestört wäre; vorher könnte man ihm also schwerlich die Auslösung anderer Organe, in unserm Fall der Linse, zutrauen.

Die Möglichkeit, die von HERBST und mir vertretene Ansicht über die Entwicklungsbedingungen der Linse mittelst der cyclopischen Defectbildung zu beweisen, beruht also auf einer ganz bestimmten Auffassung der Entstehung jener Defectbildung, die selbst erst zu beweisen wäre. Dieser letztere Beweis kann aber meiner Ansicht nach nicht erbracht werden, im Gegentheil sprechen die bis jetzt bekannten Thatsachen eher gegen jene Auffassung; sie machen es wahrscheinlich, dass das Material für die Augenblasen schon in der Medullarplatte so weit differenzirt ist, dass auch die Linsenbildungszellen von ihm aus oder im Zusammenhang mit ihm bestimmt sein könnten.

Dass ganz im allgemeinen das Material der Medullarplatte nicht mehr so indifferent oder umdifferenzirungsfähig ist wie etwa das der Rückenplatte in spätem Gastrulastadium, beweisen die verschiedenen Ergebnisse medianer Schnürung in den beiden Entwicklungsstadien (1903, 1, p. 607 625). Jedoch lässt sich aus diesen Experimenten noch nicht ersehen, wie weit die Differenzirung der Medullarplatte ins einzelne geht. Ein etwas tieferes Eindringen wird uns aber, wie ich glaube, auf Grund folgender Thatsachen und Ueberlegungen möglich.

Gesetzt, das kleine rechte Vorderende der Doppelneurula, die in Fig. R, S. 444, dargestellt ist, unterschiede sich von dem grossen linken bloss durch die geringere Grösse, so müsste man, wie ich oben ausführte, erwarten, dass es einen zwar kleinern, aber vollkommenen Kopf von normalen Proportionen liefern würde, wenn man nicht die an sich plausible Hülfsannahme macht, dass die Grösse des Augenbechers nicht unter ein gewisses Minimalmaass herunter gehen kann. Dieses letztere wäre wohl gegeben in der Componente des gerade verschmolzenen Cyclopenauges, die ja eben auf Kosten fremden Materials ihre Grösse erlangt hätte. Wenn auch dieses

fremde Material nicht ausreicht, so dürfte kein kleineres Auge entstehen, sondern die Augenbildung müsste ganz unterbleiben: das wäre der Fall bei Triocephalie. Nun habe ich aber Augenanlagen beobachtet, die viel kleiner waren, als sie nach jener Ansicht hätten sein dürfen, eine Thatsache, die mich schon stutzig machte, so lange ich selbst jene auf den ersten Blick so nahe liegende Erklärung für die richtige hielt.

Auch nach lateralem Anstich des Vorderendes der Medullarplatte müsste man eine andere Entwicklung erwarten als die, welche thatsächlich eintritt. Es bildet sich nämlich nach diesem Eingriff, wie ich schon früher mittheilte (1901, 1, p. 72) und kürzlich genauer beschrieb (1903, 2), ein defectes Auge, welches bloss aus Retina und Linse besteht, während Tapetum nigrum und Augenstiel fehlen. Wäre das Zellenmaterial, aus dem die Retina entsteht, noch indifferent, so müsste man erwarten, dass sich ein completer Augenbecher von verkleinerten Dimensionen bilden würde; und sollte durch die Verringerung des Materials ein Missverhältniss zwischen seiner Dicke und Flächenausdehnung entstanden sein, so müsste sich das nach der eben besprochenen Hülfsannahme durch Einbeziehung fremden Materials mit nachfolgender Cyclopie ausgleichen können. Beides findet nicht statt.

Auch der Mencl'sche Fall von Linsenbildung bei Defect der Augenbecher (1903) wäre nicht in der Weise zu erklären, die mir nach andern Thatsachen als die einzig mögliche erschien (1903, 2), wenn man annimmt, dass die Bestimmung von Retina, Tapetum nigrum u. s. w. erst bei der Bildung von primärer und secundärer Augenblase zu Stande kommt; es hätten in jenem Fall die Augen entweder ganz fehlen (Triocephalie) oder aber ein einheitliches Auge mit einer Linse entstehen müssen; nie aber hätten zwei defecte Augen mit getrennten Linsen entstehen dürfen.

Nach alledem kann ich mich der Folgerung nicht entziehen, dass schon in der Medullarplatte, in der normalen wie in der cyclopisch defecten, das Anlagematerial für die beiden Augen von der Umgebung different geworden ist.

An welcher Stelle befinden sich nun diese Augenanlagen in der normalen und in der cyclopisch defecten Medullarplatte? Diese Frage wird sich durch genau localisirten Anstich und darauf folgende Untersuchung des entwickelten Hirns exact entscheiden lassen; ich werfe sie jetzt bloss auf, um einige Ansichten zu discutiren, welche über das Zustandekommen der Cyclopie vertreten worden sind.

J. F. Meckel (1826, p. 238 f.) und Is. Geoffroy Saint-Hilaire (1832) waren der Ansicht, dass das cyclopische Auge durch nachträgliche Verwachsung zweier ursprünglich getrennter Anlagen entstehe. Huschke (1832) hingegen glaubte, dass die Augenanlage ursprünglich einfach sei, beim normalen Kopf sowohl wie beim cyclopisch defecten; während sie aber im erstern Fall sich in zwei theile, die nach den beiden Seiten des Medullarrohrs aus einander rücken, unterbleibe dieser Process bei der Cyclopie, welche demnach als Hemmungsbildung aufzufassen wäre. Dareste (1891, p. 374) glaubt zwischen beiden Ansichten vermitteln zu können, in der That aber schliesst er sich Huschke an; auch er hält die Cyclopie für eine Hemmungsbildung, zu deren Erklärung er eine eigne Hypothese über die normale Entstehung des Hirnrohrs aufstellt. Er sagt (p. 369): „La première vésicule se produit avant la fermeture de l'extrémité antérieure du tube: elle reste, par conséquent, ouverte pendant un certain temps, ce qui permet à ses parois de s'élargir considérablement, et de lui donner un diamètre transversal beaucoup plus considérable que celui de la seconde et de la troisième vésicule." Ferner (p. 374): „En effet, les parois qui la forment restent pendant longtemps ouvertes à sa partie antérieure, au lieu de se fermer d'une manière précoce. Il en résulte que ces parois s'écartent constamment l'une de l'autre, et que l'intervalle vide qui les sépare irait toujours en grandissant, s'il n'était constamment comblé par le repli de nouvelles parties de l'ectoderme. Cet écartement continu des deux parois met donc sans cesse en contact, des deux côtés de la fente, de nouvelles parties de l'ectoderme, jusqu'au moment où la vésicule a atteint son développement complet dans le sens transversal. Alors seulement la vésicule, qui était restée ouverte, se ferme par la soudure des deux lames ectodermiques qui forment les deux bords de la fente." Von dieser Hypothese über die normale Entstehung leitet nun Dareste die abnormen Vorgänge ab, welche zur Cyclopie führen; p. 375: „Mais, le plus ordinairement, la fermeture ne se produit qu'après que la vésicule a commencé a se former, et par conséquent elle arrête son développement dans l'un quelquonque des états successifs qu'elle traverse. Telle est l'origine de la cyclopie. En effet, les parois de cette vésicule contiennent des parties qui doivent plus tard produire les éléments histologiques spéciaux des rétines." — „Supposons maintenant qu'un arrêt de développement de la vésicule antérieure maintienne en contact les parties rétiniennes à un certain moment, ces parties s'uniront entre elles et formeront

sur la ligne médiane une vésicule optique unique, et, par suite, un oeil unique; et suivant que ces parties rétiniennes seront plus ou moins étendues, l'oeil unique contiendra un nombre plus ou moins grand de parties. De même si l'union des lames ectodermiques repliées se produit un peu plus tard, et sans intéresser les parties rétiniennes, il se produira deux yeux, tantôt placés dans un orbite unique, et tantôt séparés dans des orbites distinctes. Il y aura donc à la fois, dans la cyclopie, arrêt de développement, comme l'admettait Huschke, et union des parties similaires, comme l'admettaient Meckel et Is. Geoffroy Saint-Hilaire." Diese nachträgliche Einfaltung ectodermalen Materials müsste natürlich, was bei Dareste nicht ganz deutlich wird, in erster Linie in der Medianebene von vorn nach hinten stattfinden, wenn sie die Wirkung haben soll, dass die ursprünglich median zusammenhängende Augenanlage in der Medullarplatte dadurch getrennt wird; bei vorwiegend seitlichem Zuwachs wäre das nicht der Fall.

Wenn ich diese Erklärung im Gegensatz zu Dareste nicht eine beobachtete Thatsache, sondern eine Hypothese nenne, so geschieht es deshalb, weil man nicht wissen kann, ob das Medullarrohr defect wird, weil es sich zu früh schliesst, oder ob es sich früher schliesst als normal, weil schon seine Anlage defect war. In den von mir bei *Triton* beobachteten Fällen trifft fast sicher das letztere zu. Auch hier schliessen sich normaler Weise am Vorderende die Wülste später als in der Nackengegend; aber der Umfang der Medullarplatte ist lange vor dem Auftreten der Wülste an der dunklern Pigmentirung zu erkennen, und das defecte Vorderende ist von Anfang kleiner als das normale. Wenn sich nun ein solches schmächtiges Vorderende früher schliesst als normal (z. B. Fig. E auf S. 432; bei Fig. R auf S. 444 scheint es nicht einmal der Fall zu sein), so kommt das wohl daher, dass das spärliche Material rascher bewältigt werden kann. Bei den von Dareste beim Hühnchen beobachteten Cyclopen könnte das gerade so sein.

Daraus folgt wenigstens für meine Experimente an *Triton taeniatus* mit grösster Wahrscheinlichkeit, dass schon in dem kleinern Vorderende der Doppelneurula nicht eine Hemmungsbildung, sondern eine Defectbildung vorliegt; die Augenanlagen sind vereinigt, da die mediane Partie fehlt, durch die sie in der normalen Medullarplatte getrennt werden. Wie hängt nun die Entstehung

dieser beiden ungleichen Vorderenden mit der schrägen Schnürung zusammen?

Wenn ich auf die Erörterung dieser Frage eingehe, so geschieht es mehr, um sie auf Grund der vorhandenen Thatsachen in scharf gefasste, dem Experiment zugängliche Einzelfragen aufzulösen, als um jetzt schon eine endgültige Antwort zu versuchen. Die erste in Erwägung zu ziehende Thatsache ist die, dass noch nach Schnürung später Gastrulastadien cyclopischer Defect des einen Vorderendes entstehen kann. Es lässt sich in diesen Fällen nicht feststellen, ob schräg geschnürt worden war, noch weniger natürlich, ob der cyclopische Kopf auf derjenigen Hälfte des Keims auftrat, von der die Medianebene abgewandt war; aber höchst wahrscheinlich ist beides, um so mehr, als genau mediane Schnürung in diesem Entwicklungsstadium wegen der beginnenden Längsstreckung der Gastrula nothwendiger Weise äusserst schwierig ist. Ueber den Differenzierungsgrad der fast vollendeten Gastrula lässt sich nun aus dem Erfolg querer Durchschnürung der Schluss ziehen, dass in ihrer Rückenplatte das Material für die Medullarplatte schon bestimmt sein muss, wenn es auch optisch noch nicht unterscheidbar geworden ist; sonst könnte man es sich nicht erklären, dass sich aus der vordern Hälfte dieser Rückenplatte nach Abschnürung der hintern ein Kopf entwickelt, gerade als wären die beiden Stücke noch im Zusammenhang mit einander (1902, p. 520). Ob die Bestimmung zur Medullarplatte schon in den betreffenden Ectodermzellen selbst enthalten ist, lässt sich vorläufig nicht entscheiden: sie könnte auch in den Ento- und Mesodermzellen des Urdarms liegen, welche dann ihrerseits die Differenzirung der Medullarplatte auslösen würden (1903, p. 616). Dagegen ist es nicht wahrscheinlich, dass sie in der Configuration der vordern Keimhälfte gegeben ist, denn diese ändert sich ja durch den Schluss der zuerst klaffenden Wunde derart, dass man nach jener Annahme die Entstehung einer kleinen Ganzbildung erwarten müsste. Die virtuelle Medullarplatte, die wir demnach in einem Teil der Rückenplatte anzunehmen haben, wird nun durch die schräge Einschnürung in zwei verschieden breite Vorderenden gespalten: aus dem breitern entwickelt sich der normale Kopf, aus dem schmälern der cyclopisch defecte. Wie man nun die einzelnen Theile des normalen und des defecten Kopfes wenigstens in Gedanken zurückführen kann auf bestimmte Regionen des normalen und des defecten Vorderendes der sichtbar gewordenen Medullarplatte, so können wir jetzt die mit Wahrscheinlichkeit erschlossenen Anlagen

dieser letztern noch weiter zurückverfolgen auf bestimmte Teile der virtuellen Medullarplatte — natürlich bis jetzt auch nur in Gedanken — und gelangen so zu der Frage, ob schon die Rückenplatte gegen das Ende der Gastrulation die Anlagen gesondert enthält, welche sich später am Medullarrohr entfalten werden. Diese Frage lässt sich noch nicht entscheiden; doch legen die Folgen schräger Schnürung es uns nahe, sie aufzuwerfen. Es ist ja wohl denkbar, dass die beiden durch Schnürung von einander getrennten Vorderenden der virtuellen Medullarplatte bloss verschieden breit sind und dass die Vertheilung des nach aussen abgegrenten Materials auf die verschiedenen Anlagen der sichtbar gewordenen Medullarplatte aus irgend einem Grund in abnormer Weise vor sich geht: freilich fehlt dieser Annahme, die wir weiter oben für den spätern Entwicklungsabschnitt versuchsweise machten, dann aber ablehnten, für dieses jüngere Stadium das erklärende Moment, welches dort in den Ein- und Ausstülpungsprocessen lag. Ebenso gut aber wäre es denkbar, dass schon das Material der virtuellen Medullarplatte auch in der Breite nicht mehr so indifferent ist, wie ich selbst vor einer eingehenden Analyse der Defectbildungen annahm (1903, 1, p. 569, p. 617). Nach dieser Anschauung würde jedes der beiden Vorderenden der virtuellen Medullarplatte nur diejenigen Organe ergänzen können, deren Anlagen es selbst enthält: nicht durch Sprossung, sondern durch Umdifferenzirung seiner Zellen. Auf diese Weise kämen dann später die verschiedenen Grade des cyclopischen Defects zu Stande.

Denselben Erfolg nun wie schräge Schnürung am Ende der Gastrulation hat die Schnürung im Zweizellenstadium; d. h. dasselbe, was durch Schnürung der schon bestimmten virtuellen Medullarplatte erreicht werden kann, tritt auch ein, wenn die Bildung der virtuellen Medullarplatte unter dem Einfluss der Schnürung vor sich geht. Auch hiefür wieder giebt es verschiedene Möglichkeiten der Erklärung. Sollten die beiden verschieden grossen Vorderenden der virtuellen Medullarplatte ihrem Anlagengehalt nach gleich sein, so gilt das erst recht von jenen Zellengruppen, aus denen sie entstehen. Sollten sie aber schon verschieden sein, so wäre wieder zu erwägen, ob die Differenzirung vielleicht bis in noch frühere Stadien zurückreicht oder ob sie erst während der Gastrulation zu Stande kommt. Diese muss jedenfalls unter schräger Schnürung in eigenthümlicher Weise ablaufen. Während nämlich das Material des Urdarms, das bei normaler Entwicklung seine grösste Ausdehnung in der Median-

ebene gewinnt, bei medianer Schnürung gleichmässig nach beiden Seiten abgelenkt wird, muss es bei schräger Schnürung ungleich auf die beiden Hälften vertheilt werden: und zwar wird diejenige Hälfte des Keims, von welcher die Medianebene der Gastrula und damit die Hauptrichtung der Einstülpung abgewandt ist, weniger und vielleicht auch anders determinirtes Material erhalten als die andere. Damit könnte die Ausstattung der beiden Vorderenden mit verschiedenen Anlagen irgendwie zusammenhängen. Es wäre aber auch möglich, dass schon in diesem Stadium die animalen Zellen, aus denen später der ectodermale Teil der Rückenplatte und die Medullarplatte hervorgehen, nicht mehr indifferent sind. Diese letztere Annahme ist mir aber deshalb unwahrscheinlich, weil ich früher sogar nach frontaler Durchschnürung an der ventralen Keimhälfte einen wohl entwickelten Kopf auftreten sah (1902, p. 504, tab. 16, fig. 1—4 : derselbe Versuch wäre bei schräger Schnürung zu wiederholen.

Diese Erwägungen sind freilich vorläufig rein hypothetisch: aber sie könnten zum Theil selbst als müssig angesehen werden, weil mit gar zu unwahrscheinlichen Möglichkeiten rechnend. Ich will daher, um ihre Berechtigung zu erweisen, noch kurz einige wichtige hierher gehörige Thatsachen anführen. So ist es für die Entwicklung des abgespaltenen kleinern Stücks nicht nur von Bedeutung, wie breit es ist, sondern auch, in welcher Höhe der Medullarplatte es abgespalten worden ist. Ich habe einen Fall (99, 46), wo ein kleiner seitlicher Höcker, der weit vorne entsprang, ein cyclopisches Auge bildete; hätte dieser Höcker weiter hinten gesessen, so hätte er bloss zwei Hörblasen bekommen, wie mir ein andrer Fall (99, 89*a*) beweist. Einmal waren die beiden Hörblasen der Spitze des einen kürzern, sehr defecten Vorderendes angelagert, aber gleich weit von der Gabelungsstelle entfernt, also in gleicher Höhe wie die Hörblasen des wohl entwickelten Kopfes. Ich will nicht weiter in Einzelheiten eingehen, weil ich hoffe, bei andrer Gelegenheit auf diese Thatsachen zurückzukommen.

Nun seien aber auch die Schwierigkeiten nicht verhehlt, welche der Ansicht entgegen stehen, dass der cyclopische Defect des einen Vorderendes auf einen Defect der betreffenden Anlagen zurückzuführen sei, welcher bis in so frühe Entwicklungsstadien zurückreicht. Man sollte nach dieser Annahme erwarten, dass immer bloss das eine Vorderende defect ist, nämlich dasjenige, von dem die Medianebene der Gastrula abgewandt ist. Das ist nun aber nicht

der Fall. Schon oben (S. 450) habe ich auf ein Beispiel aufmerksam gemacht, wo beide Vorderenden einen cyclopischen Defect aufweisen, freilich in sehr verschiedenem Maass. Diesem Fall ist jedoch keine grosse Bedeutung beizumessen; denn da nach so später Schnürung

Fig. U.

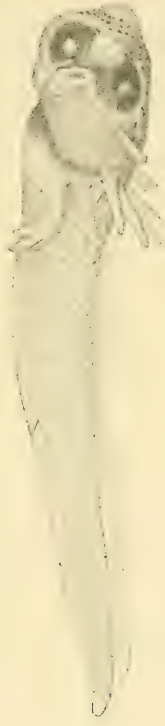


Fig. V.

Larve von *Triton taeniatus* (01, 75), von der rechten und linken Seite gesehen, mit schwacher vorderer Verdoppelung. Beide Vorderenden sind cyclopisch defect, aber in verschiedenem Maasse. Beim linken Kopf, Fig. V, sind Augen und Riechgrube zusammen gerückt, aber wenigstens die letztern noch deutlich getrennt; der rechte Kopf dagegen, Fig. U, besitzt ein echtes Cyclopenauge und eine ganz einheitliche Riechgrube. 15 : 1. Vgl. Taf. 24, Fig. 7—13.

meist Gewebszerreissungen eintreten, so könnten auch an dem grössern Vorderende gewisse Anlagen ausgefallen sein. Viel wichtiger ist es, dass auch nach Schnürung im Zweizellenstadium, wo ein solcher Ausfall bestimmter Anlagen als unmittelbare Folge des Eingriffs nicht anzunehmen ist, der Defect an beiden Vorderenden auftreten kann. Zwei derartige Fälle will ich zum Schluss noch be-

schreiben: beim einen sind die beiden Vorderenden in verschiedenem Maass defect, während das andere Object ganz überraschend symmetrisch ist.

Das erste der beiden Objecte (01, 75) war im Zwei- oder Vierzellenstadium längs der ersten Furche eingeschnürt worden und wurde nach dreiwöchentlicher Entwicklung conservirt. Die Missbildung, welche entstand, ist in Fig. U und V, S. 461, von der rechten und linken Seite gesehen, dargestellt. Schon von aussen erkennt man, dass beide Köpfe defect sind, jedoch in verschiedenem Maasse. Der rechte Kopf (Fig. U) hat ein cyclopisches Doppelauge von ganz typischem Aussehen (vgl. auch Fig. L auf S. 437); die beiden Pupillen hängen durch den gemeinsamen fötalen Augenspalt zusammen: die Linsen sind wohl entwickelt und völlig getrennt. Ueber dem Doppelauge war die einheitliche Riechgrube mit ihrem dunkel durchschimmernden Lumen zu sehen: auf der Figur ist das nicht ganz deutlich. Auch der linke Kopf ist nicht normal (Fig. V). Seine Augen sind einander abnorm genähert, das dunkel durchschimmernde Pigmentepithel lässt sogar vermuten, dass sie stellenweise zusammenhängen. Die Riechgruben sind zusammengerückt und von oben zwischen die Augen eingekeilt: sie sind fest zusammengepresst und gegen einander abgeplattet, jedoch ist eine deutliche Grenze zwischen ihnen sichtbar, und jede besitzt ihr eignes Lumen. Genauern Aufschluss ergab die Untersuchung auf Schnitten und die Reconstruction (Taf. 24, Fig. 7—13). Der Grad der Trennung und die gegenseitige Stellung der beiden Köpfe ist im Wesentlichen dieselbe wie bei dem frühern Object der Taf. 23, Fig. 1—5, die Doppelbildung ist wieder als Janus parasiticus asymmetros zu bezeichnen (vgl. Fig. 7, 9, 13). Jedoch sind die Köpfe einander genauer opponirt, ihre Symmetrieebenen bilden mit einander einen gestreckten Winkel und einen rechten mit der Medianebene des Embryos (Fig. 7, 8, 9). Nach hinten zu gehen die beiden Köpfe in ein normales Mittel- und Hinterhirn über (Fig. 7—9, 13), mit normal entwickelten Hörblasen, nach vorn in einen Medullarstummel, dem an seiner stark verjüngten Spitze zwei verschieden grosse Hörblasen angelagert sind (Fig. 7, 13). Der rechte Kopf weist denselben Grad von cyclopischer Defectbildung auf, wie bei dem frühern Object (Taf. 23, Fig. 1) der linke. Sein Vorderhirn ist unvollkommen gegliedert (Taf. 24, Fig. 7, 8 *V. H.*), die Augen ventral verschmolzen (Fig. 7, 9—11, 13), zwischen beiden Organen die einheitliche Riechgrube mit geschlossenem Lumen (Fig. 7, 8 *fov. olf.*). Der linke Kopf ist weniger defect, sein Vorderhirn

deutlich gegliedert, wenn auch nicht ganz so vollkommen wie normal (Fig. 7—9 *V. H*[1]), die Augen hängen bloss durch eine enge Brücke zusammen (Fig. 7, 12, 13 *oc*[1]), die Riechgruben sind zwar dicht an einander gelagert, aber deutlich getrennt (Fig. 7, 9 *fov. olf*[1]), bloss die kleinere rechte mit geschlossenem Lumen, während die grössere linke sich nach aussen öffnet (Fig. 7). Was den feinern Bau zunächst des rechten Doppelauges anlangt, so hat es im Allgemeinen grosse Aehnlichkeit mit dem früher beschriebenen, wie der Vergleich der einander entsprechenden Abbildungen ohne Weiteres zeigt (vgl. Taf. 23, Fig. 1 mit Taf. 24, Fig. 7; Taf. 23, Fig. 4 mit Taf. 24, Fig. 9; Taf. 23, Fig. 5 mit Taf. 24, Fig. 10 und 11). Jedoch unterscheiden sie sich in einem wichtigen Punkt, in Ausbildung und Verlauf des N. opticus. Dieser geht nämlich hier nicht ins Gehirn, sondern er ist nur innerhalb des Auges ausgebildet, und da verläuft er nicht in der Medianebene, zwischen den beiden Retinen, sondern schräg durchs ganze Doppelauge, von der innern Oberfläche der einen Retina bis fast zur Mitte der Stäbchenschicht der andern Retina, wie Fig. 11 auf Taf. 24 deutlich zeigt. An der Stelle, wo der Nerv die reticuläre Schicht kreuzt, giebt er einen schwächern Zweig an die andere Retina ab. Wenn der Opticus in seiner Entstehung an den fötalen Augenspalt gebunden ist, so muss dieser also ganz asymmetrisch verlaufen sein, trotz der regelmässigen Form des Doppelauges. Nähern Aufschluss kann nur die Untersuchung der Entwicklung solcher Augen geben. Noch mehr gilt das von dem Doppelauge der andern Seite, welche ich daher auch nur ganz kurz behandle. Die obersten Schnitte zeigen die Kuppen der beiden Bulbi völlig von einander getrennt, jeden ganz mit Pigmentepithel überzogen, Fig. 9. Auf den tiefern Schnitten wird am einen Auge, und zwar dem in der Zeichnung obern, die hintere Kammer getroffen; am andern Auge wird diese fast ganz von der Linse ausgefüllt. Das ist auch noch der Fall auf dem Schnitt der Fig. 12. Hier fehlt schon das Tapetum an einer kleinen Stelle zwischen den sich berührenden Augen; etwas tiefer gehen die einzelnen Schichten der Retina glatt in einander über, Fig. 13. Das Doppelauge hat einen einfachen Opticus, der mit dem Hirn zusammenhängt; sein Verlauf innerhalb des Auges scheint so unregelmässig zu sein, dass ich vorläufig nicht weiter darauf eingehen will.

Auch das andere Object, welches an beiden Vorderenden cyclopisch defect ist, war im Zwei- oder Vierzellenstadium längs der ersten

Furche eingeschnürt worden; nach 17tägiger Entwicklung wurde der Embryo conservirt. So zeigen ihn die nebenstehenden Fig. W bis Y. Von oben betrachtet unterscheidet er sich fast nicht von

Fig. W. Fig. X. Fig. Y.

Larve von *Triton taeniatus* (00, 139a) mit schwacher Verdoppelung des vordern Körperendes: Fig. W Ansicht vom Rücken. Fig. X von rechts unten. Fig. Y vom Bauch. Der ganze Doppelkopf ist sehr genau bilateral symmetrisch, die beiden Einzelköpfe dagegen asymmetrisch und cyclopisch defect. Die beiden etwas verkümmerten Mundöffnungen sind nach der Hauptsymmetrieebene hin verschoben. 15 : 1. Vgl. Taf. 24, Fig. 1—6.

einem normalen Embryo; der Kopf ist bloss etwas — nicht zu breit — sondern zu schmal, Fig. W. In der rein ventralen und der halb seitlichen Ansicht dagegen bemerkt man noch zwei mittlere Augen, die unter einander zusammenhängen und auch den äussern Augen abnorm genähert scheinen. Unter jedem Augenpaar liegt eine Mundöffnung, etwas nach der ventralen Mittellinie hin verlagert, Fig. Y. Sind so die beiden Köpfe jeder für sich ziemlich unsymmetrisch, so sind sie dagegen zur Medianebene des ganzen Körpers auffallend symmetrisch. Das tritt noch mehr an den Schnitten und Reconstructionen zu Tage, Taf. 24, Fig. 1—6. Das Hinterhirn mit den schon weit differenzirten Hörblasen und das Mittelhirn sind einfach und scheinen völlig normal zu sein, Fig. 1 und 2; dagegen ist das, was vom Zwischenhirn da ist, verdoppelt, wie die doppelte Paraphyse beweist, Fig. 1 *pp*. Dem Zwischenhirn sitzen nun dorsal zwei Vorderhirne an, Fig. 1, ventral eine grosse, zusammenhängende Masse, die aus vier verschmolzenen Augen besteht, Fig. 2, 4, 5. Die beiden Vorderhirne sind stark defect, daher die Riechgruben einander paarweise bis zur Berührung genähert, jedoch mit Oeffnung ihres Lumens nach aussen, Fig. 1, 3. — Das meiste Interesse an dieser Missbildung bietet das grosse Viererauge. Von seinem nicht ganz leicht verständlichen Bau wird man am ehesten auf folgende Weise eine Vorstellung gewinnen. Man denke sich jeden der beiden defecten Köpfe ausgestattet mit zwei Augen, die so nahe zusammengerückt sind, dass sie einen gemeinsamen Opticus besitzen, wie das Doppelauge der Fig. 12 auf Taf. 24. Es würden dann von dem Zwischenhirn zwei Sehnerven ausgehen, jeder zu zwei Augen gehörig. Nun denke man sich an dieser aus zwei defecten Köpfen bestehenden Doppelbildung selbst wieder die mediane Partie ausgefallen, so dass also die Sehnerven nicht mehr getrennt in das Zwischenhirn einmünden, sondern gemeinsam, und auch die innenständigen Augen unter einander zusammenhängen. Das sieht man recht deutlich auf der plastischen Reconstruction von unten, Fig. 2, ferner auf den Schnitten der Fig. 4—6. Diese letztern zeigen eine weitere, sehr interessante Complication. Das Tapetum nigrum der innenständigen Augen ist nämlich viel zu klein, um die Retina ganz zu bedecken (vgl. die Schnitte der Fig. 4 und 6; ferner die beiden Oberflächenansichten Fig. 1 und 2, wo das Tapetum violett, die unbedeckte Retina blau bezeichnet ist). Da weder die Retina abnorm gross, noch das Tapetum abnorm dick ist, so scheint das letztere von der ersten Anlage an nicht genug Material erhalten zu haben, wohl deshalb,

weil zwischen den beiden innenständigen Retinaanlagen nicht mehr übrig war. Dieses innenständige Doppelauge hat also denselben Defect, den ich durch lateralen Anstich der Medullarplatte am Froschauge erzielte (1903, 2). Jedenfalls wegen dieses zu geringen Anlagematerials für das Tapetum konnten sich nun die beiden innenständigen Augen nicht ganz vom Zwischenhirn abschnüren: der Hohlraum, an den die Retinen in Fig. 4 und 6 grenzen, hängt direct mit den Ventrikeln zusammen. Als weitere Folge dieser Knappheit des Pigmentepithels ist es auch wohl aufzufassen, dass sich die Retinen an ihrem ventralen Theil nach aussen vorgestülpt haben, Fig. 4. Das ist wahrscheinlich schon sehr früh geschehen und hat die Entwicklung eines fötalen Augenspaltes und die normale Ausbildung des ventralen Theils der Augenbecher verhindert, Fig. 4. An der Stelle, wo das secundäre Vorderhirn und die vom Tapetum entblösste Retina zusammentreffen (vgl. Fig. 1), scheint eine secundäre Verwachsung dieser Theile eingetreten zu sein; doch liegen diese Verhältnisse noch nicht ganz klar. — Die Linsen der beiden innenständigen Augen sind jetzt natürlich viel zu gross für den verkleinerten Augenbecher, sie liegen der Retina dicht an, die offenbar unter ihrem Druck schon gelitten hat, Fig. 4. Wäre dieser Process noch weiter gegangen, so hätte die Retina wohl ein ganz ähnliches Aussehen gewonnen, wie in dem von MENCL (1903) mitgetheilten Fall derjenige Theil der Hirnwand, welchem die Linse anliegt (MENCL tab. 14, fig. 8).

Diese beiden Fällle habe ich angeführt, um zu zeigen, dass die von mir versuchte Erklärung für den Defect des einen Vorderendes nach schräger Schnürung zum Theil noch hypothetisch ist. Dass auf beiden Hälften ein defecter Kopf entstehen kann, nicht nur auf derjenigen, von welcher die Medianebene der Gastrula abgewandt ist, das beweist, wie gesagt, nichts gegen den Satz, dass zwischen schräger Schnürung und Defectbildung des einen Vorderendes jener oben formulirte Zusammenhang besteht. Dagegen entstehen aus dieser Thatsache ernstere Schwierigkeiten für die speciellere Erklärung, dass der bei der schrägen Schnürung abgetrennte kleinere Theil des virtuellen Vorderendes schon nicht mehr sämmtliche Anlagen wenigstens in der Einzahl besessen hat, wie die andere Hälfte. Diese Auffassung, die ja an und für sich recht nahe liegt, würde mir nach den zuletzt besprochenen Thatsachen vorläufig keiner weitern Discussion werth scheinen, wenn nicht eben jene merkwürdigen Fälle vorkämen, welche beweisen, dass es für die Ent-

wicklung der kleinern Hälfte von entscheidender Wichtigkeit ist, in welcher Höhe der Medullarplatte die Abspaltung stattgefunden hat, ferner die Fälle, wo die Lage der Hörblasen nicht zur Spitze des defecten Vorderendes, sondern zur Stelle der Gabelung typische Beziehungen besitzt. So scheint mir die grössere Wahrscheinlichkeit doch für die versuchsweise aufgestellte Hypothese zu sprechen. Weitere Experimente werden vielleicht eine sichere Entscheidung möglich machen.

Immerhin würde ich es für verfrüht halten, die Ergebnisse meiner Versuche zu einer Erklärung der spontan auftretenden Cyclopie zu verwerthen. Die Uebereinstimmung im Bau ist freilich überraschend gross, worauf ich schon oben hinwies. Namentlich die Structur des Auges ist in beiden Fällen genau dieselbe; selbst das Fehlen des Opticus findet sich immer wieder in der Literatur angeführt, eine bisher ganz unverständliche Thatsache, die durch meine Versuche eine sehr einfache Erklärung fände. Auch eine Erklärung für die Entstehung der Cyclopie, welche viel Anklang gefunden hat, liess sich mit Wahrscheinlichkeit als unrichtig nachweisen, nämlich die Ansicht von Dareste, welcher glaubt, dass das Hirn cyclopisch wird, wenn sich das Vorderende des Medullarrohrs vorzeitig schliesst, während es nach meinen Versuchen viel wahrscheinlicher ist, dass die erste Ursache noch weiter zurück liegt, indem sich das Medullarrohr früher schliesst als normal, wenn das Vorderende der Medullarplatte defect ist. Also Beziehungen sind jetzt schon vorhanden; aber wir wissen noch nicht, wie weit wir die Kette der Ursachen zurück verfolgen müssen, um das Tertium comparationis zwischen der spontan entstandenen und der experimentell erzeugten Cyclopie zu finden.

Literaturverzeichniss.

Ahlfeld, Fr., 1880—82, Die Missbildungen des Menschen, Leipzig 1880—82.

Born, G., 1893, Ueber Druckversuche an Froscheiern, in: Anat. Anz. V. 8, p. 609 ff.

Boveri, Th., 1901, Ueber die Polarität des Seeigeleies, in: Verh. phys.-med. Ges. Würzburg, 1900.

Dareste, C., 1891, Recherches sur la production artificielle des monstruosités ou Essais de tératogénie expérimentale, p. 366—383, Paris 1891.

Fischel, A., 1903, Ueber den gegenwärtigen Stand der experimentellen Teratologie, in: Verh. Deutsch. pathol. Ges., V. 5, p. 255—356.

Herbst, C., 1901, Formative Reize in der thierischen Ontogenese. Ein Beitrag zum Verständniss der thierischen Embryonalentwicklung, Leipzig 1901.

Hertwig, O., 1893, Experimentelle Untersuchungen über die ersten Theilungen des Froscheies und ihre Beziehungen zu der Organbildung des Embryo, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1893, p. 385—392.

v. Hippel, 1900, Die Missbildungen und angeborenen Fehler des Auges, in: Handbuch der Augenheilkunde von Graefe-Saemisch, 2. Aufl.

Huschke, E., 1832, Ueber die erste Entwicklung des Auges und die damit zusammenhängende Cyclopie, in: Arch. Anat. Physiol., V. 6, p. 1—47.

Meckel, 1826, Ueber die Verschmelzungsbildungen, ibid., V. 1, p. 238 ff.

Mencl, E., 1903, Ein Fall von beiderseitiger Augenlinsenausbildung während der Abwesenheit von Augenblasen, in: Arch. Entw.-Mech. V. 16, p. 328—339.

Saint-Hilaire, Is. Geoff., 1832—37, Traité de tératologie, V. 2, p. 404 ff.

Spemann, H., 1901, 1. Ueber Correlationen in der Entwicklung des Auges, in: Verh. anat. Ges. (Bonn, 26.—29. Mai 1901).

—, 1901, 2. Entwicklungsphysiologische Studien am Triton-Ei I, in: Arch. Entw.-Mech., V. 12, p. 224—265.

—, 1902, dasselbe II, ibid., V. 15, p. 447—534.

—, 1903, 1. dasselbe III, ibid., V. 16, p. 551—628.

—, 1903, 2. Ueber Linsenbildung bei defecter Augenblase, in: Anat. Anz., V. 23, p. 457—464.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung.

ch Chorda dorsalis	*N. opt* Sehnerv
ep Epiphyse	*oc* Auge
fov. olf Riechgrube	*pp* Paraphyse
Kfbg. f Kieferbogenfortsatz	*tap. nigr* Tapetum nigrum
lab Hörbläschen	*V. H* Vorderhirn
M. H Mittelhirn	*Z. H* Zwischenhirn
N. olf Riechnerv	* Medullarstummel.

Tafel 23.

Fig. 1. Reconstruction eines Janus parasiticus asymmetros mit cyclopischem Defect des linken Vorderendes. 45 : 1. Vgl. S. 437—440.

Fig. 2. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der beiden Vorderhirne. 60 : 1.

Fig. 3. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der Riechgruben. 60 : 1.

Fig. 4. Schnitt durch dasselbe Object in Höhe der Linsen des vollständigen rechten Kopfes. 60 : 1.

Fig. 5. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der Linsen des defecten linken Kopfes. 60 : 1.

Fig. 6. Reconstruction einer schwachen Duplicitas anterior mit cyclopischem Defect des rechten Vorderendes. 45 : 1. Vgl. S. 445 und 446.

Fig. 7. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der Vorderhirne und der Riechgrube des rechten Kopfes. 60 : 1.

Fig. 8. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der 3 Linsen. 60 : 1.

Fig. 9. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der Kieferbogenfortsätze und Hörblasen. 60 : 1.

Fig. 10 und 11. Reconstruirte Ventralansichten zweier Embryonen, die aus einem im Blastulastadium eingeschnürten und im Neurulastadium vollends durchgeschnürten Keim entstanden sind; der eine Embryo, Fig. 10, ist normal, der andere, Fig. 11, triocephalisch defect. 45 : 1. Vgl. S. 450 und 451.

Tafel 24.

Fig. 1. Reconstruirte Dorsalansicht einer schwachen Duplicitas anterior mit gleichmässigem cyclopischem Defect beider Vorderenden. 45 : 1. Vgl. S. 463—465.

Fig. 2. Reconstruirte Ventralansicht desselben Objects. 45 : 1.

Fig. 3. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der 4 Riechgruben. 60 : 1.

Fig. 4. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der 4 Linsen. 60 : 1.

Fig. 5. Theil eines Schnittes durch dasselbe Object in der Höhe der beiden in einander übergehenden Sehnerven. 60 : 1.

Fig. 6. Schnitt durch dasselbe Object, welcher den Zusammenhang der 4 Augen zeigt, ferner die mangelhafte Bedeckung der beiden innenständigen Componenten durch das Tapetum nigrum. 60 : 1.

Fig. 7. Reconstruction eines Janus parasiticus asymmetros, dessen Köpfe beide cyclopisch defect sind, der linke schwach, der rechte stark. * Medullarstummel. 45 : 1. Vgl. S. 462 und 463.

Fig. 8. Schnitt durch dasselbe Object in der Höhe der Riechgruben. 60 : 1.

Fig. 9. Schnitt durch dasselbe Object etwas über den 4 Linsen. 60 : 1.

Fig. 10 und 11. Schnitte durch das cyclopische Doppelauge des rechten Kopfes. 60 : 1.

Fig. 12. Schnitt durch die theilweise zusammenhängenden Augen des linken Kopfes. 60 : 1.

Fig. 13. Schnitt durch dasselbe Object, getroffen die Augen etwas unter den Linsen, ferner der Medullarstummel *.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Ueber den feinern Bau der Stäbchen und Zapfen einiger Wirbelthiere.

Von

Richard Hesse in Tübingen.

Hierzu Taf. 25 und 3 Abbildungen im Text.

Diese Untersuchung soll sich mit dem feinern Bau der Stäbchen und Zapfen bei einer Anzahl von Wirbelthieren beschäftigen, und zwar nur nach ganz bestimmten Rücksichten. Da sie aus theoretischen Erwägungen und nicht aus descriptivem Interesse entsprungen ist, so kann sie keineswegs jene musterhafte Exactheit und erschöpfende Genauigkeit aufweisen in der Beschreibung der vorkommenden Variationen in den Einzelbildungen wie viele ihrer Vorgängerinnen, so, um nur ein neueres Beispiel anzuführen, H. Virchow's (1901 a u. b) vorbildliche Schilderung der Netzhaut von *Hatteria*. Es ist mehr die Einheit in der Mannigfaltigkeit gesucht und hervorgehoben, als die Mannigfaltigkeit innerhalb verwandter Bildungen: das Einigende, nicht das Trennende soll darin betont werden. Ohne Zweifel ersteht dadurch einer Abhandlung neben einzelnen Vortheilen auch mancher Nachtheil, und der Ausgang von theoretischen Erwägungen tritt leicht mehr als wünschenswerth in den Vordergrund, hier um so eher, als es mir nicht gelungen ist, einen so klaren und zwingenden Beweis für meine Auffassungen zu erbringen, dass dadurch jeder Zweifler ohne Weiteres zur Anerkennung der von mir aus den Befunden gezogenen Folgerungen gezwungen würde.

Würde ich hier einen Gegenstand behandeln, der zum ersten oder selbst zum zehnten Male zur Untersuchung käme, so würden

neue Entdeckungen an demselben weit eher ein gläubiges Publicum finden. Die Abhandlungen aber, die sich mit der Netzhaut der Wirbelthiere beschäftigen, zählen nach Hunderten, ohne dass, mit ganz wenigen Ausnahmen, darin die Bauverhältnisse beachtet und geschildert wären, die ich hier beschreiben will. Jährlich werden in zahlreichen histologischen Cursen viele Präparate der Retina auch von sachverständigen Augen durchmustert, und trotzdem sind diese Bildungen nirgends aufgefunden. Ueberdies kennt jeder Kundige die Schwierigkeiten solcher Untersuchungen und weiss, dass in den letzten dreissig Jahren, seit Max Schultze's glänzenden Arbeiten, in der Kenntniss des feinern Baues von Stäbchen und Zapfen kaum irgend welche Fortschritte gemacht sind. Das alles muss die Skepsis meiner Leser erhöhen, um so mehr, als man leider gewöhnt ist, in der Retina-Literatur von Zeit zu Zeit Erscheinungen zu begegnen, die sich das Unglaublichste an Kritiklosigkeit und Flüchtigkeit leisten: ich erinnere nur an Borysiekiewicz (1887, 1894), Norris u. Wallace (1894), L. Johnson (1895) und ganz neuerdings Bernard (1900—1902).

Das alles mahnt mich zu grosser Vorsicht in meinen Darlegungen, und ich werde mich bemühen, aufs Strengste die beobachteten Thatsachen einerseits zu unterscheiden nach der Deutlichkeit, mit der sie sich darbieten, und der Leichtigkeit, mit der ein Nachuntersucher sie wird bestätigen können, andrerseits aber alle Deutungen, alles Theoretische davon abzutrennen, damit Niemand im Zweifel darüber ist, wie viel ich dem Objecte entnommen und wie viel ich aus mir selbst hinzugethan habe.

Zur Untersuchung kamen die Netzhäute von 23 Thierarten — 5 Selachiern, 2 Ganoiden, 1 Cyclostomen, 3 Teleosteern, 4 Amphibien, 6 Reptilien, 1 Vogel, 1 Säuger. Der kgl. Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin bin ich zu grossem Danke verpflichtet dafür, dass sie mir die Beschaffung dieses Materials durch Gewährung einer namhaften Geldunterstützung erleichtert hat. Nicht alle diese Netzhäute erwiesen sich in gleicher Weise günstig für die Untersuchung; bei vielen konnte auch mit Conservirungsmethoden, die in andern Fällen die besten Dienste leisteten, nur wenig erreicht werden. Ich habe mich in der Hauptsache auf kaltblütige Wirbelthiere beschränkt, weil hier die Elemente der Retina im Allgemeinen gröbere sind, und auch hier wählte ich besonders die Randtheile der Netzhaut aus, da dort durch die lockere Stellung der Stäbchen und Zapfen die Untersuchung erleichtert wird. Um eine Depigmentirung

zu vermeiden, hielt ich die Thiere, wenn möglich, vor dem Abtödten für einige Stunden — meist über Nacht — in der Dunkelkammer, tödtete sie im Dunkeln ab und präparirte die Augen bei rothem Licht; das Pigment war dann von den Stäbchen zurückgezogen, so dass ich oft die Retina mit Leichtigkeit von dem Pigmentepithel abziehen konnte.

Die Conservirung geschah in den meisten Fällen mit Sublimat-Essigsäure, wovon ich die besten Ergebnisse erhielt; daneben verwandte ich mit Vortheil Kaliumbichromat-Essigsäure, in einzelnen Fällen auch 4 % Salpetersäure. Weniger befriedigend war der Erfolg bei Anwendung von Flemming'scher Lösung, Zenker'scher Flüssigkeit und Pikrinsalpetersäure. — Die 3 μ dicken Schnitte wurden mit Wasser auf das Deckglas aufgeklebt und nach der M. Heidenhain'schen Eisenhämatoxylin-Methode gefärbt, ein Theil stets nach Vorfärbung mit Bordeaux R. Keine der zahlreichen andern Färbungen mit verschiedenen Hämatoxylingemischen und mit Anilinfarben gab mir Resultate, die für meine Zwecke brauchbar waren; auch mit vitaler Methylenblau-Färbung und mit der Nachvergoldung nach Apáthy hatte ich kein Glück.

Die im Folgenden geschilderten Bauverhältnisse sind meist nur bei sehr starken Vergrösserungen zu erkennen, und auch dann liegen sie oft noch an der Grenze des Sichtbaren. Ich habe deshalb dieselben Präparate wiederholt zu verschiedenen Zeiten untersucht, um meiner Sache möglichst sicher zu werden und um von zeitweiliger Disposition unabhängig zu sein. Zur Untersuchung diente mir der Zeiss'sche Apochromat homogene Imm. 2 mm num. Ap. 1.30 in Verbindung mit Compensations-Ocular 8. Herrn Prof. Blochmann, der mir nicht nur alle Hilfsmittel des hiesigen Instituts in freigebigster Weise zur Verfügung stellte, sondern auch mehrfach auf meinen Wunsch einzelne meiner Präparate prüfte und seine Skepsis mit der meinigen vereinigte, bin ich für diese Zuvorkommenheit zu grossem Danke verpflichtet.

Die Abbildungen sind sämmtlich bei der gleichen, nämlich bei tausendfacher Vergrösserung, gezeichnet. Die Orientirung der Figuren weicht von derjenigen ab, welche sich bei den meisten Autoren, vor allem in der grossen Mehrzahl der Lehrbücher, findet. Gewöhnlich wird dem Beispiel H. Müller's und Kölliker's gefolgt, welche die Schicht der Stäbchen und Zapfen nach oben, die Sehnervenausbreitung nach unten zeichneten; es mochte ihnen wohl darum zu thun sein, die Ueberzeugung von der Natur der Stäbchen und Zapfen

als der Hauptelemente, der recipirenden Organe der Netzhaut, durch solche Orientirung zu betonen. Aber von vergleichend anatomischen Gesichtspunkten aus ist gerade die umgekehrte Anordnung der Theile in den Abbildungen zu empfehlen. Wenn das ganze Auge im Durchschnitt dargestellt wird, so findet man die Linse stets nach oben gezeichnet; der grösste Theil der Retina blickt also mit den Stäbchen und Zapfen nach unten. Weshalb sollte man einen Ausschnitt aus der Netzhaut nach andern Gesichtspunkten orientiren? Niemandem ist es je eingefallen, bei einer Abbildung der Cephalopoden- oder Annelidenretina die Schicht der Stäbchen nach unten, die der Nervenfasern nach oben zu zeichnen. Für die Wirbelthierretina aber ist es ja im Gegensatz zu den Retinae der meisten andern Thiere in hohem Grade charakteristisch, dass die Stäbchen und Zapfen von dem einfallenden Licht abgewandt sind: es ist nur logisch, dies auch in den Abbildungen zum Ausdruck zu bringen. Der Einwand, dass man gewöhnlich ein Epithel mit dem freien Ende nach oben orientire, ist nicht stichhaltig; wie sollte man das zum Ausdruck bringen, wenn man die Retina zusammen mit ihrem Pigmentepithel abbildet! — Aber das Beispiel jener grossen Forscher, denen sich schon Max Schultze darin anschloss, hat es bewirkt, dass bisher die Orientirung nach vergleichend anatomischen Gesichtspunkten nicht durchzudringen vermochte.

Diese Ueberlegungen machen nicht den Anspruch, neu zu sein: sicher sind schon viele unabhängig von einander dazu gekommen, und wahrscheinlich finden sich auch schon in der Literatur Stellen, wo dem Ausdruck gegeben ist; doch sind mir keine solchen bewusst. Ich selbst habe früher (1901) Gelegenheit genommen, kurz darauf hinzuweisen, und halte es nicht für unnöthig, hier wiederum darauf zurückzukommen; denn die alte Orientirung ist durchaus noch vorherrschend, wenn auch hier und da schon davon abgegangen wird.

Die gewöhnliche Orientirung der Retina mit dem Pigmentepithel nach oben wird freilich von den meisten Autoren, die sonst dem Beispiele H. Müller's und Kölliker's folgen, nicht eingehalten bei Abbildungen der Fovea centralis und des Sehnerveneintritts. Solche Inconsequenzen finden wir schon bei H. Müller selbst, dann bei Schwalbe (1887), v. Ebner (1902), Greeff (1900), Szymonowicz (1901; hier fällt die entgegengesetzte Orientirung von Retina und Sehnerveneintritt durch nahe Zusammenstellung auf der gleichen Tafel besonders unangenehm auf!) und Andern. Stöhr hat in der 9. Auflage seines Lehrbuchs die Macula zwar consequenter Weise mit den Zapfen nach oben orientirt, für den Sehnerveneintritt aber behält er die umgekehrte Anordnung bei. Dass in dem

Kölliker-v. Ebner'schen Handbuch die fig. 1369 ganz unmotivirter Weise anders orientirt ist als die nebenstehende, beruht wohl auf einem Versehen. Gegenbaur bildet in dem Lehrbuch der Anatomie des Menschen (7. Aufl. 1899) die Retina mit dem Pigmentepithel nach unten ab; weshalb er in der „Vergleichenden Anatomie" (1898, fig. 584) gerade entgegengesetzt orientirt, ist unverständlich. Die Orientirung mit dem Pigmentepithel nach unten, welche sich logischer Weise durchaus empfiehlt, findet sich bisher nur selten; ausser in den unzulänglichen Abbildungen von Treviranus (1836) und bei Hannover (1876) treffen wir sie bei Claus (1891), bei Sobotta (1902) und bei Böhm u. v. Davidoff (1903; frühere Auflagen orientiren umgekehrt).

Auch die Richtungsbezeichnung bei den Beschreibungen der Retina ist durchaus nicht ideal. Die Bezeichnungen „innen" und „aussen" sind ja eindeutig, wenn man sie auf das isolirte Auge bezieht, und dass man mit ihnen auskommen kann, zeigt u. A. v. Ebner's (1902) Schilderung der Retina. Aber sehr viele Autoren lieben grössere Abwechslung und suchen nach Synonymen, und da begegnet man dann Ausdrücken, welche allerdings synonym mit „innen" und „aussen" sind, aber nur dann, wenn diese in ganz anderm Sinne gebraucht werden. So finde ich für „innen" die Worte: vor, central, proximal und selbst basal, für „aussen": peripher und distal; der Klarheit und Eindeutigkeit der Beschreibungen ist damit sicher nicht gedient. Noch mehr fast stört es, wenn die Richtungsbezeichnung sich auf die in alter Weise orientirte Abbildung bezieht und man für „innen" oben, für „aussen" unten und tief mit den verschiedenen Ableitungen (über, unter, oberst, oberhalb, aufsteigend, absteigend) lesen muss. Solche Ausdrücke finde ich zahlreich bei K. C. Schneider (1902), aber auch hier und da bei M. Schultze, Dogiel, Ramón y Cajal und Greeff. Die Einführung neuer Bezeichnungen ist zwar nicht immer ein Verdienst; trotzdem möchte ich hier zwei Termini als Synonyme für „innen" und „aussen" vorschlagen, die sicher keinen Anlass zu Verwechslungen geben können, da sie von Worten abgeleitet sind, die nur in der Beschreibung des Auges gebraucht werden: für „innen" vitral, d. i. gegen den Glaskörper zu gelegen, für „aussen" scleral, d. i. gegen die Sclera zu gelegen. Ebenso wie man von proximal und distal nach F. E. Schulze's praktischem Vorschlage die Adverbia proximad und distad zur Bezeichnung der Richtung (proximalwärts, distalwärts) bildet, könnte man vitrad und sclerad (= vitralwärts, scleralwärts) ableiten, ja man könnte diese wieder als Adjectiva gebrauchen und für „aufsteigende" Fasern sclerade, für „absteigende" vitrade sagen.

Ich werde im Folgenden diese Worte, die ich schon früher (1901) vorgeschlagen habe, in dem angegebenen Sinne verwenden.

Krause hat schon früher (1884) ähnliche Bezeichnungen angewendet: er sagt chorioidealwärts und glaskörperwärts; in der That sind meine vorgeschlagene Termini ganz analog, aber die Krause's sind für den öftern Gebrauch zu schwerfällig; auch ist scleral für die Retinaaugen der Wirbellosen anwendbar, chorioidealwärts nicht.

Historisches. Treviranus (1836) und nach ihm Gottsche (1836) und Henle (1839) waren die ersten, welche die Stäbchenschicht für die Nervenendausbreitung in der Retina erklärten. Der Irrthum dieser Forscher, dass diese „Sehpapillen" dem Lichte zugekehrt seien, wurde durch Michaelis (1837) richtig gestellt, der zuerst den Nachweis erbrachte, dass die Stäbchenschicht die äusserste Lage der Netzhaut bilde. Dieser Befund wurde von Bidder (1839) und Hannover (1840) bestätigt; aber beide glaubten in den Stäbchen keine nervösen Elemente sehen zu dürfen. Ihnen schliesst sich Brücke (1844) an; er betrachtet die Stäbchen und Zapfen als lichtbrechende Organe und präcisirt ihre Bedeutung mit den Worten: „sie bilden auf der Rückseite des einfachen, auf Brechung beruhenden Auges ein musivisch zusammengesetztes auf Isolation beruhendes Auge für das von der Chorioidea zurückkommende Licht".

Die grundlegenden Untersuchungen von Heinr. Müller und Kölliker (1852 ff.) haben der Annahme, dass Stäbchen und Zapfen die lichtrecipirenden Theile der Netzhaut sind, zu allgemeiner Anerkennung verholfen. Einer der Gründe, welche Kölliker für diese Annahme ins Feld führt, betrifft den histologischen Bau der Stäbchen; er sagt: „Was die Stäbchen anlangt, so scheint mir aus ihrem Verhalten im frischen Zustande, ihrer leichten Veränderlichkeit und ihrer Reaction gegen Wasser und andere Substanzen unwiderleglich zu folgen, dass dieselben mit andern blassen Nervenröhren, namentlich den Opticusfasern in der Retina auf eine Stufe zu stellen sind und die Natur von zarten, mit einem zähflüssigen eiweissreichen und auch fettführenden Inhalt erfüllten Röhren besitzen . . . Eine wesentliche Differenz zwischen Stäbchen und blassen Nervenröhren kenne ich nicht." Kölliker nimmt damit die Gründe wieder auf, mit denen schon Henle vor Jahren den Versuch gestützt hatte, „die Stäbchen und Nervenröhren zu identificiren". Auch Leydig (1855, 1864) erklärt die Stäbchen und Zapfen der Wirbelthiere für „eigenthümliche Umwandlungen der Nervensubstanz".

Die Untersuchungen von Max Schultze (1866 ff.) deckten dann so viele Einzelheiten im Bau der Stäbchen und Zapfen auf und kamen in der histologischen Analyse dieser Gebilde so weit, dass seitdem kaum noch ein bemerkenswerther Fortschritt zu verzeichnen ist. Durch sie erhielt die Lehre von H. Müller und Kölliker, dass die Stäbchen die eigentlich wahrnehmenden Elemente seien, weitere feste Stützen. Aber die Auffassung der Stäbchen als modificirte Nervenfasern liess sich mit manchen der neu entdeckten Bauverhältnisse nicht in Uebereinstimmung bringen.

Speciell die Plättchenstructur der Aussenglieder bei Stäbchen und

Zapfen führte zu der Annahme, dass wir es hier mit „Abscheidungsproducten" zu thun haben, und ihre Entwicklung wurde so gedeutet, dass sie „nach Art von Cuticularbildungen" aus den zugehörigen Zellen hervorgehen. Bei MAX SCHULTZE selbst finde ich zwar keine solche Aeusserungen; wohl aber wurden seine Befunde von andern (z. B. SCHWALBE) so ausgelegt. Befördert wurde diese Auffassung durch die Ergebnisse bei der Untersuchung der Augen von Wirbellosen, speciell von Anneliden, Arthropoden und Mollusken, wo man die Stäbchen und die ihnen entsprechenden Gebilde als cuticulare Ausscheidungen der Sehzellen glaubte ansprechen zu müssen (HENSEN, GRENACHER). Diese Anschauung fand dann sehr allgemeinen Beifall und ist im Ganzen bis jetzt in Geltung geblieben. So findet man denn in den Lehrbüchern eine solche Auffassung häufig vertreten, entweder in der vorsichtigern und durch die histologischen Befunde eher berechtigten Fassung, dass das Aussenglied der Stäbchen und Zapfen „einem Cuticulargebilde entspricht" (SCHWALBE 1887, RAUBER 1898), oder es werden die ganzen Stäbchen und Zapfen als Cuticularbildungen (WIEDERSHEIM) oder „Abscheidungsproducte" (GEGENBAUR 1898) bezeichnet, die zu den äussern Körnern gehören.

Im engen Zusammenhange damit stehen die Ansichten über die physiologische Bedeutung der Aussenglieder. W. MÜLLER (1874) zieht aus dem Satze, dass die specifische Leistung einer Zelle an deren Protoplasma gebunden sei, die Folgerung, dass eine wesentliche Betheiligung der Aussenglieder an den Leistungen der Zelle von vorn herein unwahrscheinlich ist; er kann ihnen keine andere Rolle zuschreiben als die der Befestigung und Isolirung. In modificirter Fassung taucht die alte BRÜCKE'sche Lehre wieder auf, und die Aussenglieder werden als katoptrische, reflectirende Apparate angesehen. Auf der andern Seite dagegen nimmt HENSEN (1865) an, dass gerade die Cuticularsubstanz es ist, welche die Lichtempfindung vermittelt, und findet darin einen praktischen Werth für die Lehre von der Lichtempfindung „in so weit, als wir wissen, dass wir es hier mit einer relativ einfachen Substanz zu thun haben, in welcher nicht mehr die noch unklaren und complicirten Lebenserscheinungen der Zellen in Rechnung zu ziehen sind". MAX SCHULTZE (1871), der die Substanz der Aussenglieder nirgends für cuticular oder cuticula-ähnlich erklärt, hält es für wahrscheinlich, dass die Aussenglieder mehr als ein Reflexionsapparat sind; wenn sie schon als solcher wirken und durch ihre Schichtung und Plättchenstructur vielleicht die fortschreitenden Lichtwellen in stehende verwandeln (ZENKER), so ist doch andrerseits die Annahme erlaubt, dass sie „mit den die Innenglieder unzweifelhaft constituirenden Nervenfasern in Verbindung stehen". Die histologischen Grundlagen einer solchen Verbindung konnte jedoch MAX SCHULTZE nicht nachweisen.

Eine neue Basis für die Beurtheilung der Aussenglieder wurde geschaffen durch die Untersuchungen von C. RITTER (1891 a u. b). Dieser sieht in der Fischretina im Aussenglied der Zapfen eine Spirale in 5—8 Windungen verlaufen, die von einer feinen Membran dicht umhüllt ist; im Innenglied geht der Faden — R. betont, dass es ebenso gut eine Röhre sein könne — in ein unregelmässig geflochtenes Wundernetz über, welches

das ganze Innenglied ausfüllt. Beim Weissfisch vermag Verf. nicht zu erkennen, wie sich der Faden zu dem Zapfenfuss verhält; wohl aber sieht er beim Hecht, wo die Aussenglieder structurlos erschienen, dass sich der das Innenglied erfüllende Faden als Spiralfaser in den Zapfenfuss fortsetzt. — Bei den Vögeln findet RITTER im Aussenglied der Zapfen einen feinen spiralig gewundenen Faden; die innerste Windung desselben geht in die farbige Kugel des Innenglieds über, die er an der innern Seite wieder verlässt. Seine Windungen sind im äussern, stärker granulirten Theil des Innenglieds fast immer zu verfolgen und verlaufen da oft unregelmässig; im innern Theil des Innengliedes, wo sie schwieriger zu sehen sind, verlaufen sie regelmässig. Eine Verbindung des Fadens mit dem Zapfenkorn war nicht erkennbar, erscheint aber dem Verf. wahrscheinlich. RITTER meint, dass vielleicht M. SCHULTZE diesen Spiralfaden im Aussenglied schon als Plättchenstructur beschrieben habe. Einige der Abbildungen RITTER's giebt die beistehende Textfig. A wieder.

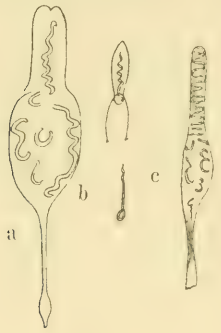


Fig. A.

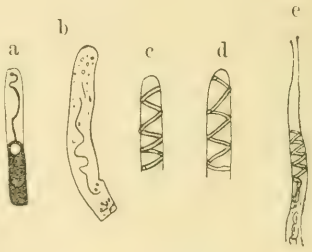


Fig. B.

Fig. A. Nach RITTER (1891 a und b). a (tab. 7, fig. 1 b) Zapfen vom Weissfisch. b tab. 14, fig. 1 a) Zapfenaussenglieder und ihr Zusammenhang mit der farbigen Kugel vom Wachtelkönig. c (tab. 14, fig. 3 a) Stäbchen vom Rebhuhn.

Fig. B. Nach KRAUSE (1895, tab. 7, fig. 51). a Zapfen von *Rana esculenta*. b Chorioidealer Theil des abgebrochenen Aussengliedes eines Stäbchens von *Rana esculenta*. c, d u. e Chorioideales Ende eines Stäbchen-Aussengliedes von *Acanthias vulgaris*.

Im folgenden Jahre veröffentlicht W. KRAUSE (1892) Befunde an den Aussengliedern der Stäbchen beim Salamander und Frosch, die denen RITTER's sehr ähnlich sind, aber unabhängig von ihnen ermittelt wurden. Man erhält von diesen Aussengliedern bei Quellungen den Eindruck, „als ob in einander geflochtene Drahtspiralen in die hellere Grundsubstanz . . . eingebettet" wären. Die Spiralfasern selbst hält er für homolog mit den Cilien des embryonalen Rückenmarkscanals. In die Innenglieder konnte er die Fasern nicht verfolgen. Später (1895) bestätigt und erweitert er diese Angaben noch, indem er auch bei einer Anzahl von Selachiern in den Aussengliedern der Stäbchen und bei Knochenfischen, in denen der Zapfen Spiralfasern nachweist, und zwar jedesmal nur e i n e Faser. Der Ansicht RITTER's, dass die Faser auch in das Innenglied eintrete und in

der Sehzelle weiter zu verfolgen sei, schliesst sich KRAUSE hier in so fern an, als er die von ihm früher nachgewiesene Querstreifung der Stäbchenkörner bei niedern, der Zapfenkörner bei höhern Wirbelthieren auf das Vorhandensein der Spiralfaser zurückführt. Von der Plättchenstructur der Aussenglieder glaubt er, dass sie durch die Spiralfaser vorgetäuscht werde. KRAUSE's hierauf bezügliche Abbildungen giebt Textfig. B wieder.

Die Ergebnisse von RITTER und KRAUSE fanden aber wenig Beifall. F. MERKEL (1892) commentirt RITTER's Angaben mit einem ungläubigen „sehr merkwürdige Beobachtungen!". GREEFF (1900) sagt, dass er sich trotz emsigen Bemühens nicht von der KRAUSE'schen Ansicht habe überzeugen können, und v. EBNER (1902) urtheilt: „Doch sind die für letztere (d. i. die Spiral-) Structur sprechenden, durch Wasser erzeugten Bilder an den grossen Amphibienstäbchen wahrscheinlich nur durch complicirte Quellungsvorgänge erzeugt, da die regelmässige, nach der Achse orientirte Doppelbrechung der intacten Stäbchen sich wohl mit einer Plättchenstructur, schwer aber mit einem Baue aus gedrehten Spiralfäden vereinen lässt." — Zu der ungläubigen Aufnahme mag es wohl auch beigetragen haben, dass die Figuren, mit welchen die beiden Autoren ihre Angaben belegen, nur sehr wenig den Eindruck von Naturtreue machen, wie die obenstehenden Copien (Textfig. A und B) zeigen.

Ganz neuerdings giebt K. C. SCHNEIDER (1902) in einer eingehendern Behandlung der Froschretina auch eine Beschreibung der Sehzellen derselben, die manche neue Angaben bringt: die Sehzellen enthalten ein durch Neurofibrillen zart längsfädiges Plasma; in der Kernregion verlaufen bei den Stäbchen die Neurofibrillen in dem dünnen Plasmamantel, sammeln sich dann gegen das Innenglied auf der einen Zellenseite und scheinen am Innenglied ganz in die Membran einzugehen; am Aussenglied verlaufen die Neurofibrillen, auf die periphere Zone beschränkt, völlig gestreckt, in langgezogenen kaum merkbaren Spiralen parallel neben einander bis zum Ende des Stäbchens. Das Innere des Aussengliedes ist von einer homogenen elastischen Masse erfüllt, die leicht in quere Plättchen zerfällt. Im Aussenglied der Zapfen dürften sich die Neurofibrillen in Windungen legen.

Schliesslich habe ich selbst (1903) in einem Vortrag von den Ergebnissen der vorliegenden Abhandlung einen vorläufigen Bericht erstattet, von dem allerdings die folgende Darstellung in einem Punkte (Stäbchen von *Rana*) etwas abweicht.

---

1. Stäbchen und Zapfen von *Chondrostoma nasus* STG.[1])

a) Stäbchen. Es ist lange bekannt, dass das Innenglied der Stäbchen bei den Knochenfischen fadenförmig ist und erst an seinem scleralen Ende keulenartig anschwillt und das durch seine starke Färbbarkeit charakterisirte Ellipsoid bildet; dieses kommt dem cylindrischen Aussenglied an Dicke gleich und übertrifft es wohl noch ein wenig. Nach der gewöhnlichen Darstellung ist dieses

1) Näsling, ein Weissfisch.

Ellipsoid völlig homogen. An den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten mit verschiedener Vorbehandlung erscheint es jedoch durchaus nicht so, sondern lässt regelmässig deutliche Structuren erkennen (Fig. 1 a—d): man sieht etwa drei dicke, dunkel gefärbte Fasern, die sich nahe seiner Oberfläche spiralig um dasselbe herum winden. Vitral verblasst die Färbung dieser Fasern da, wo die fadenförmige Verdünnung des Innengliedes beginnt; aber ich glaube sie an einzelnen Stellen in den Faden hinein verfolgen zu können (Fig. 1 b und d).

Das Aussenglied der Stäbchen ist ebenso wenig homogen gefärbt wie das Ellipsoid. Man bemerkt vielmehr zunächst eine streifige Zeichnung, die eine schräge Querstreifung oder auch eine gekreuzte Schrägstreifung darzustellen scheint (Fig. 1 a). Bei genauer Prüfung erkennt man, dass es Fasern sind, welche an der Peripherie des Aussengliedes, parallel zu einander, spiralig verlaufen; an den Rändern der Aussenglieder erscheint jeder solche Schrägstreif dunkler gefärbt: dieses Verhalten erklärt sich damit, dass die Faser hier auf die dem Beschauer abgekehrte Seite des Stäbchencylinders umbiegt und das Licht deshalb eine längere Strecke der Faser passirt, als wenn es dieselbe einfach durchquert, etwa ebenso wie eine Faser im Längsschnitt heller erscheint als im Querschnitt. Unter Heben und Senken des Tubus erkennt man ferner, dass eine jede Faser sich fortsetzt in eine solche, die auf der abgewandten Seite des Stäbchens in entgegengesetzter Richtung schräg verläuft. Man kann auf diese Weise feststellen, dass 2—3 Fäden, unter einander parallel, in Spiralwindungen das Aussenglied umziehen. Sie liegen aber nicht ganz an der Oberfläche desselben, sondern unter einer feinen Hüllmembran, die das Aussenglied überzieht und die man hier und da deutlich sich abheben sieht. Von einer Längsstreifung dieser Membran, wie sie bei andern Objecten vorkommt, konnte ich nichts wahrnehmen. — Die Fasern, die am Ellipsoid des Stäbchens nachweisbar sind, kann man scleral zuweilen deutlich in diese Fasern des Aussengliedes übergehen sehen (Fig. 1 a), so dass die spiraligen Fäden des Innen- und Aussengliedes demselben System angehören dürften. Eine helle Zone zwischen Aussen- und Innenglied, eine „Zwischenscheibe", wie Greeff (1900) sie nennt und auch von den Stäbchen des Barsches abbildet, konnte ich bei meinem Object nie wahrnehmen.

Die fadenförmigen Innenglieder lassen sich vitrad durch die Membrana limitans externa (da es sich nur um diese handeln kann, werde ich weiterhin einfach Limitans sagen) hindurch leicht verfolgen; auch der Zellkörper des Stäbchens, welcher vitral von dieser

Membran liegt, ist fadenförmig, wie bekannt. Die Kerne sind lang elliptisch, häufig an einem oder an beiden Enden zugespitzt. Hier gelingt es nun nicht selten bei günstigen Färbungen, auch in der Höhe des Kerns den fadenförmigen Zellkörper zu erkennen: er läuft als Faden auf der Oberfläche des Kernes hin (Fig. 2), bewahrt also seine selbständige Form und löst sich nicht etwa in eine Plasmamasse auf, die den Kern allseitig umgiebt. Zwar werden wir wohl ein solches perinucleäres Plasma als vorhanden annehmen müssen; der Nachweis desselben aber ist mir nicht gelungen. Es stehen also die beiden, durch den Kern scheinbar getrennten Theile des fadenförmigen Zellkörpers in directem Zusammenhange. Die am innern Ende des Stäbchenfusses gelegene knöpfchenartige Anschwellung ist deutlich wahrnehmbar.

Ich deute mir diese Befunde so, dass ein System von etwa drei Fasern unter der Hülle des Aussengliedes die Axensubstanz desselben spiralig umzieht. Es gehen die Fasern dann in das Ellipsoid ein, wo sie sich stärker färben. Diese dunklere Färbung ist vielleicht in einer andern Beschaffenheit der Fasersubstanz, etwa einer Aufquellung derselben, begründet; wahrscheinlicher aber ist es mir, dass sich eine besondere Substanz im Ellipsoid, welches sich durchgehends als sehr farbstoffreundlich erweist, auf den Fasern niedergeschlagen hat und dadurch zu einer veränderten Färbbarkeit derselben führt. Es treten dann, so combinire ich, die Fasern in den fadenförmigen Theil der Stäbchenzelle ein und verlaufen ununterbrochen bis zum Ende des Stäbchenfusses, wo sie in das Endknöpfchen eingehen.

b) Zapfen. Die riesigen Zapfen liegen bei *Chondrostoma* stets so im Verhältnis zur Limitans, dass der Kern ganz oder zum allergrössten Theil scleral von dieser Membran liegt. Das dicke Innenglied zerfällt, wie gewöhnlich bei Knochenfischen, in zwei Abschnitte, die durch eine ziemlich gerade Linie, aber nie durch einen scharfen Contur von einander getrennt sind. Der sclerale Abschnitt, welcher viel gröber granulirt ist und sich bedeutend intensiver färbt, ist als Ellipsoid zu bezeichnen. Dieses verjüngt sich sclerad und trägt das nach aussen conisch verjüngte Aussenglied. Verhältnisse, die schon oft beschrieben und abgebildet sind.

Das Aussenglied erscheint an vielen meiner Präparate homogen, wie es bisher auch gewöhnlich abgebildet wurde. Hin und wieder lässt sich aber auch eine quere Schrägstreifung daran wahrnehmen (Fig. 3), wie sie oben von den Aussengliedern der Stäbchen ge-

schildert wurde: die Einzelerscheinungen sind ganz wie dort, so dass man auch hier mehrere, wahrscheinlich 3, Fäden annehmen muss, welche parallel zu einander spiralig nahe der Oberfläche des Aussengliedes verlaufen.

Ins Ellipsoid des Innengliedes kann man diese Fasern nicht hinein verfolgen. Die Bedingungen dafür sind auch äusserst ungünstige: der Inhalt dieses Theiles des Innenglieds ist sehr grob granulirt und besteht aus ziemlich grossen, dicht an einander liegenden Körnern, zwischen denen öfters ein besonders grosses, kernartig aussehendes Gebilde (Fig. 7b und c) hervortritt; all diese Körner färben sich sehr dunkel, und dadurch wird das Ellipsoid sehr undurchsichtig. Trotzdem kann man hier und da am Rande des Ellipsoids schräg verlaufende faserartige Bildungen wahrnehmen, welche parallel zu einander hinziehen (Fig. 4). Zuweilen sieht man am Rande diese Fasern auf die Gegenseite umbiegen und dort im entgegengesetzten Sinne schräg verlaufen. Die Wahrnehmung dieser Verhältnisse wird aber durch die Undurchsichtigkeit des Objects stark beeinträchtigt.

Am vitralen Theile des Innengliedes lassen sich solche Faserbildungen nirgends mit Sicherheit erkennen, wenn man auch hier und da Anzeichen für ihre Anwesenheit zu bemerken glaubt. Nur an einem Präparat erschienen über dem Zellkern bei hoher Einstellung schräg verlaufende, unter einander parallele Linien, die als Bild ebenso gerichteter Fasern gelten können (Fig. 5). Im Zapfenfuss konnte ich keine derartigen Bildungen wahrnehmen: seine Masse erschien bei allen meinen Präparaten homogen.

Einen so zusammenhängenden Befund wie bei den Stäbchen bekommt man also hier nicht. Immerhin würde die Annahme eines einheitlichen Systems spiralig verlaufender Fasern, die sowohl das Aussen- wie das Innenglied nahe der Peripherie umkreisen, in den Befunden eine Stütze finden: es lassen sich die thatsächlichen Beobachtungen in dieser Weise deuten.

Bei *Scorpaena ustulata* sind die parallelen schrägen Querlinien an der Oberfläche des Innengliedes der Zapfen deutlicher als bei *Chondrostoma*; eine Trennung des Innengliedes in einen scleralen (Ellipsoid) und einen vitralen Abschnitt konnte ich hier nicht erkennen.

Das Innen- sowohl wie das Aussenglied der Zapfen ist von einer Hüllmembran überzogen, die sich mit der vollkommensten Deutlichkeit wahrnehmen lässt. Im Zusammenhang mit dieser Hülle tritt ein anderes System von Fasern auf, welches hier nur bei genauer

Untersuchung deutlich wird: dunkel färbbare, faserartig dünne Linien verlaufen unter einander parallel in der Längsrichtung des Zapfens bis an dessen Ende. Man kann deren beim Aufblick von der Seite auf dem Aussenglied an einer Stelle 5 bis 6 unterscheiden, von denen eine oft dicker ist als die übrigen (Fig. 6). Sie sind vom Aussenglied auf das äussere Ende des Innenglieds deutlich zu verfolgen; dort aber entschwinden sie dem Blicke. Dass sie aber auch das Innenglied überziehen, zeigen Querschnitte durch dasselbe (Fig. 7 a—c); man erblickt auf solchen die Hüllmembran als scharfe Linie und ihr auf der Innenseite dicht anliegend dunkel färbbare Punkte, welche die Querschnitte solcher Fasern vorstellen. Wie weit die Fasern gegen die Limitans reichen, konnte ich nicht genau verfolgen. Es sind hier meine Ergebnisse unvollständig; aber nach den Erfahrungen, die ich an den Zapfen bei andern Objecten mit grösserer Sicherheit machen kann, muss ich annehmen, dass sie die Limitans erreichen.

In Fig. 8 habe ich ein schematisches Bild der Netzhaut von *Chondrostoma* entworfen, unter möglichstem Anschluss an meine Präparate, welches die feinern Bauverhältnisse so zeigt, wie ich sie anzunehmen geneigt bin. Der linke Zapfen zeigt nur die mit der Hüllmembran verbundene Längsstreifung, der rechte Zapfen das System spiraliger Fasern, wie ich es in Ergänzung meiner Befunde vermuthe.

C. Ritter (1891 a) hat bei *Leuciscus leuciscus* in den Zapfen ebenfalls Spiralfaser-Bildungen beschrieben, wobei allerdings unsere Beobachtungen im einzelnen manche Verschiedenheiten zeigen. Er fand im Aussenglied nur einen spiralig gewundenen Faden, der im unveränderten Zustand des Zapfens der Membran eng anliegt; der Faden biegt im Innenglied „in ein unregelmässig geflochtenes Wundernetz“ um: „es bestehen also die Innenglieder der Zapfen des Weissfisches aus einer homogenen Grundsubstanz, in welche ein vielfach gewundener feiner Faden eingebettet ist. Durch die Windungen dieses Fadens wird das anscheinend granulirte Aussehen des Zapfeninnengliedes der Autoren bedingt.“ Aehnlich sind seine Ergebnisse bei *Leuciscus erythrophthalmus*, *Abramis brama* und *Esox lucius*. Ich kann bei meinem Object keinen Anhaltspunkt dafür finden, dass die Granulirung des Ellipsoids nur eine scheinbare, auf Fadenwindungen beruhende sei; auch muss ich bei *Chondrostoma* eine grössere Zahl von Spiralfäden (etwa 3) für sicher halten. Wie Ritter findet auch Krause (1895) nur eine Spiralfaser im Aussenglied der Zapfen bei dem von ihm untersuchten Knochenfische (*Leuciscus erythrophthalmus*).

2. Stäbchen der Selachier. Die Sehzellen in der Retina der Selachier, welche alle von einer Art sind, bilden ein interessantes

Untersuchungsobject, weil sie in mancher Beziehung sehr von denen anderer Wirbelthiere abweichen. Eine Besonderheit bietet der Zusammenhang zwischen Innen- und Aussengliedern: das Aussenglied ist cylindrisch gestaltet, spitzt sich aber vitrad kegelförmig zu und ist somit nur durch einen dünnen faserförmigen Theil mit dem Innenglied verbunden. Die Hülle des Innenglieds sehe ich häufig über dessen sclerales Ende hinausragen, ohne dass sie sich dem meist etwas schmälern Aussengliede eng anlegte (Fig. 9): in kurzer Entfernung vom Innengliede scheint sie aufzuhören. Ob sie in den Präparaten hier nur abgerissen ist oder ob wirklich das Aussenglied keine Hülle oder eine von der des Innengliedes unabhängige besitzt, ist mir nicht klar geworden. Bei *Torpedo marmorata* und *Scyllium canicula* konnte ich an der Hülle des Innengliedes Längsstreifung wahrnehmen, die sich auch auf den überragenden Theil der Hülle erstreckt (Fig. 10); auf Querschnitten zeigen sich diese Streifen als kleine dunkel gefärbte Punkte, welche der Hülle von der axialen Seite her eng anliegen (Fig. 13).

Die Beschaffenheit des Innengliedes ist bei den einzelnen Formen verschieden: In manchen Fällen finde ich es in seiner ganzen Erstreckung völlig gleichartig, so bei *Chimaera monstrosa*. Andere Arten zeigen am scleralen Ende eine dunklere Färbbarkeit, ohne dass sich mit Bestimmtheit eine äussere Zone von einer innern abgrenzen liesse, vielmehr ist ein allmählicher Uebergang zwischen beiden vorhanden; dieses Verhalten finde ich bei *Torpedo*. Endlich kann eine Trennung des Innengliedes in zwei Abschnitte vorhanden sein, in ähnlicher Weise wie bei *Chondrostoma*, aber vielleicht nicht ganz so deutlich; in einer geraden Linie grenzen der innere, heller oder doch anders gefärbte und der äussere, meist dunklere Abschnitt an einander: so bei *Pristiurus melanostomus*, *Scyllium*, *Acanthias vulgaris* und *Raja asterias*. Es wäre zwar denkbar, dass der Conservirungszustand einen gewissen Einfluss auf diese Verschiedenheit hat; doch sind alle diese Objecte mit dem gleichen Mittel (Sublimat-Essigsäure) behandelt; auch finde ich bei *Acanthias* im gleichen Schnitt Innenglieder, welche die deutliche Scheidung zeigen, neben solchen, an denen sie nicht bemerkbar ist.

Am Aussenglied konnte ich bei *Torpedo* hier und da die gleiche Spiralstructur wahrnehmen, die ich für die Stäbchen von *Chondrostoma* beschrieben habe (Fig. 9); doch bin ich im Zweifel, ob es 2 oder 3 Fasern sind, sicher jedoch glaube ich, behaupten zu können, dass mehr als eine vorhanden ist — wogegen Krause (1895) bei den von

ihm untersuchten Selachiern stets nur eine Spiralfaser im Aussenglied angiebt. Man sieht diese Fasern in die vitrale Zuspitzung des Aussengliedes eingehen, also an das Innenglied herantreten. Nirgends waren die Verhältnisse so deutlich, dass ich das Eintreten der Fasern in das Innenglied versichern könnte, wenn ich auch zuweilen Bilder vor Augen hatte, die eine solche Deutung zuliessen. Jedenfalls habe ich in einigen Innengliedern bei *Scyllium* (Fig. 12) und *Acanthias* (Fig. 11) spiralig verlaufende Faserzüge, die dicht unter der Oberfläche hinziehen, wahrnehmen können; sie liessen sich ziemlich weit im Innenglied, bei *Scyllium* im ganzen scleralen, dunkler gefärbten Theile desselben, verfolgen. Ich erwähne hier nur die Fälle sicherer Beobachtung; was an der Grenze der Wahrnehmung lag — in meinen Skizzen finde ich dergleichen noch mehrfach aufgezeichnet — lasse ich bei Seite.

So sind also auch hier die zwei Liniensysteme vorhanden, die ich an den Zapfen von *Chondrostoma* nachweisen konnte: parallele Längsfaserbildungen, welche der Hülle dicht anliegen, und ein spiralig verlaufendes Fasersystem, von dem im Aussen- wie im Innenglied Theile nachweisbar sind, wobei allerdings die Zugehörigkeit dieser Spiralfäden zum gleichen Systeme nicht erwiesen, sondern hypothetisch angenommen ist.

3. Stäbchen und Zapfen von *Rana esculenta* L.

a) Stäbchen. Die Stäbchen des Frosches sind so häufig untersucht, dass eine eingehende Schilderung überflüssig sein dürfte. Daher sei über ihren Bau nur einiges Wenige gesagt: Der Kern der Sehzelle liegt meist so, dass er sclerad durch die Limitans hindurch reicht, öfters auch ganz aussen von ihr liegt. Das Innenglied zerfällt in einen hellern, dem Kern benachbarten, und einen dunkler färbbaren scleralen Theil, der gegen das Aussenglied mit scharfer Linie abgesetzt ist. Nicht so deutlich ist die Abgrenzung dieses dunkler färbbaren Theils, des Ellipsoids, wie er gewöhnlich bezeichnet wird, nach innen; die Zeichnungen und Beschreibungen schildern das Ellipsoid als eine langgestreckte, planconvexe Linse, und man benennt es wohl auch als „linsenförmigen Körper". Aber die convexe Fläche kann ich nirgends als eine regelmässige Bildung nachweisen: die vitrale Begrenzung ist sehr wechselnd, und der vitralste Punkt des Ellipsoids liegt ebenso oft an der Peripherie des Stäbchens wie in der Axe desselben (Fig. 17). Das völlig cylindrische Aussenglied zeigt auch bei gut conservirten Präparaten aufs Deutlichste den Zerfall in dünne Plättchen, der schon von

Bidder (1839) als Querstreifung geschildert und durch Max Schultze allgemein bekannt geworden ist. Ich kann mich durchaus nicht der Ansicht von Krause (1892, 1895) anschliessen, „dass die Annahme der Präexistenz einer Plättchenstructur der Aussenglieder der Froschstäbchen auf einer Täuschung beruht", dass vielmehr „eng gerollte Spiralfasern" diesen Eindruck hervorrufen und der Zerfall in Plättchen hervorgebracht werde durch Abbrechen dieser Fasern „an den Umbiegungsstellen" — wo liegen Umbiegungsstellen an Spiralen? überall oder nirgends!

Von Faserstructuren tritt an den Stäbchen besonders auffällig eine Längsstreifung hervor, die seit Langem bekannt ist und zuerst von Hensen (1867) aufgefunden wurde. Von den Streifen, die sich mit Eisenhämatoxylin dunkel blauschwarz färben, ist oft (immer?) einer dicker als die übrigen (Fig. 15); sie sind am Aussengliede am deutlichsten, lassen sich aber an vielen Stellen verhältnissmässig leicht auch auf das Innenglied verfolgen (Fig. 14). Sie sind mit der Hüllmembran, die das Innenglied umgiebt, eng verbunden; wenn diese sich abhebt durch Schrumpfen des plasmatischen Inhalts, so bleiben sie mit ihr vereinigt; auf Querschnitten durch das Innenglied (Fig. 16a u. b) findet man ihre punktförmigen, dunkel gefärbten Querschnitte der Hülle axiad eng anliegend. In einem Abstand von der Limitans, die etwa der Länge der bekannten Faserkörbe gleichkommt, erscheinen die Faserbildungen verdickt (Fig. 14), und endigen, wie mir scheint, an der Limitans; vitrad über diese hinaus konnte ich sie nicht verfolgen. Die Aehnlichkeit ihrer innern Enden mit den Fasern der Faserkörbe legt den Gedanken nahe, ob jene nicht mit solchen Fasern identisch sind, die ganzen Bildungen also noch den Müller'schen Stützzellen zuzurechnen wären — es würde sich das mit der Auffassung decken, die Landolt (1871) über die Natur der Stäbchenmembranen äussert. Entscheiden kann ich diese Frage mit Hülfe meines Materials nicht. Den Aussengliedern liegt die Membran so dicht an, dass Merkel (1870) für diese ihr Vorhandensein in Abrede stellte. Dagegen kann ich sie auf Querschnitten nachweisen: an solchen Stellen nämlich, wo eine dickere Faser an der Membran liegt, ist die Grundsubstanz gewöhnlich etwas zurückgezogen und lässt so die Hülle deutlich werden (Fig. 16c bei *); die Querschnitte der dünnern Fasern treten nicht sehr deutlich hervor. — Die Einbuchtungen der Plättchen, welche als Cannelirung des Augenglieds geschildert werden, sind wohl durch diese Fasern hervorgebracht, wie schon M. Schultze (1871b) vermuthet.

Andeutungen einer zweiten Art von Faserbildungen an den Stäbchen von *Rana esculenta* muss ich hier noch verzeichnen, obgleich sie nur sehr spärlich und unzusammenhängend sind. An dem „Ellipsoid" lässt sich zuweilen eine fasrige Differenzirung nachweisen, und besonders an Präparaten, die mit 4% Salpetersäure fixirt waren, erkennt man an dem weniger intensiv gefärbten Ellipsoid fasrige Bildungen. Eine Zeichnung dieses Verhaltens würde stets eine grössere Deutlichkeit dieser Verhältnisse vorspiegeln; ich verzichte daher lieber auf die Wiedergabe einer solchen. Auch in dem hellern vitralen Abschnitt des Innengliedes konnte ich zuweilen quer-schräg verlaufende Linien erkennen (Fig. 17), die als Theile eines Spiralfasersystems gedeutet werden können. Ob an der Oberfläche des Aussengliedes in meinen Präparaten Spiralfasern erkennbar sind, lasse ich unentschieden; ich habe wiederholt geglaubt, solche sehen zu können, musste mich aber immer wieder von der Unsicherheit dieser Beobachtungen, bei der concurrirenden Plättchenquerstreifung, überzeugen. In meiner vorläufigen Mittheilung (1903, p. 37) habe ich mich zu optimistisch in dieser Hinsicht geäussert und ziehe auch die Angabe sehr in Zweifel, dass in den Stäbchen des Frosches einander entgegengesetzt verlaufende Spiralen zusammen vorkommen könnten.

Wenn ich geneigt bin, auch an den Aussengliedern der Froschstäbchen spiralig verlaufende Fibrillen zu vermuthen, so meine ich nicht, dass durch sie der Eindruck der Plättchenstructur hervorgerufen werde, sondern dass diese Fibrillen aufgewunden sind um einen axialen Stab, an dessen Substanz durch Reagenzeinwirkung eine Plättchenstructur deutlich wird; es ist mir sehr wahrscheinlich, dass wir es dabei mit präformirten Verhältnissen zu thun haben. Krause's Nachweis von Spiralfibrillen im Aussenglied der Froschstäbchen würde dann darauf beruhen, dass er durch quellende Mittel (Lysol) die axiale Substanz schneller zerstörte als die Spiralfasern, die dadurch deutlicher wurden.

6. Zapfen. Die Zapfen in der Netzhaut des Frosches sind von zweierlei Art: bei den einen enthält das sclerale Ende des Innengliedes eine Oelkugel eingeschlossen, bei den andern fehlt diese. Bei beiden ist die Gestalt des Innengliedes nahezu keulenförmig mit längerm oder kürzerm Stiel. Der sclerale Theil des Innengliedes besteht aus stärker färbbarer Substanz, welche bei den erstern (mit Oelkugel) die keulenförmige Anschwellung ganz erfüllt und öfters keine scharfe Grenze gegen den plasmatischen Stiel erkennen lässt.

während bei letztern der innere Theil der Keule von einer gut begrenzten vacuolenartigen Bildung eingenommen wird, die man wohl dem ähnlich gelegenen Gebilde bei den Reptilienzapfen homologisiren und mit Krause als Paraboloid (= Innenlinse H. Virchow) nennen kann. Durch das Vorhandensein dieses Paraboloids, welches die ganze Breite des Zapfens einnimmt und nur von einer dünnen Wandung begrenzt wird, kommt es zu einer scharfen Abgrenzung des Ellipsoids in den betreffenden Zapfen.

Bei den Zapfen des Frosches treten die Spiralfasersysteme in viel grösserer Deutlichkeit hervor als bei den Stäbchen. Besonders ist es das Aussenglied, welches an vielen meiner Präparate diese Fibrillen mit zwingender Klarheit zeigt. Man kann durch genaues Verfolgen der Fasern unter Heben und Senken des Tubus erkennen, wie von der dem Beschauer zugekehrten Seite die schräg über die Oberfläche des Zapfens verlaufenden Fibrillen auf der Gegenseite übergehen in Fibrillen von entgegengesetzt schräger Richtung, welche die Parallelfasern der erstern unter spitzem Winkel kreuzt (Fig. 18). Man kann auch feststellen, dass es mindestens 2, vielleicht auch 3 Fibrillen sind, welche, unter einander parallel, diese Spiraltouren machen. Man kann ferner mit vollkommener Sicherheit erkennen, dass diese Fibrillen sich bis an das Innenglied verfolgen lassen: nicht selten tritt eine auf der dem Beschauer zugewandten, die andere in entgegengesetzt schräger Richtung auf der abgekehrten Seite an das Innenglied heran. Dass sie auch wirklich in das Innenglied eintreten, zeigen die Zapfen mit Oelkugel; das Innenglied umfasst diese Oelkugel, wie das von Hans Virchow (1902a) für *Hatteria* betont ist, und ist an dieser Stelle so durchsichtig, dass man meist mit Leichtigkeit die schräg über die Oelvacuole verlaufenden Linien sehen kann, welche der Ausdruck dieser Fasern sind (Fig. 18).

Aber auch auf dem dunkel gefärbten Abschnitt des Innenglieds lässt sich oft eine Schrägstreifung, bei tiefer Einstellung im entgegengesetzten Sinne als bei hoher, mit einiger Aufmerksamkeit nachweisen. An den hellen Stielen der Zapfen ist ein, entsprechend der geringen Dicke des Stieles mehr gestreckter, Spiralverlauf nicht selten erkennbar, wie er in Fig. 20 *a—c* dargestellt ist. Selten dagegen lässt sich in den Zapfen ohne Oelkugel in der Wandung des Paraboloids der Verlauf von Fasern erkennen; Fig. 19 zeigt, etwas verdeutlicht, solche schräg hinziehende parallele Faserbildungen an dieser Stelle.

Da die spiralige Aufrollung in den Aussengliedern der Froschzapfen recht deutlich ist, wurde sie auch schon von anderer Seite erkannt. KRAUSE's Abbildung (vgl. oben Textfig. Ba) giebt, entsprechend dem Verfahren dieses Untersuchers beim Nachweis, ein etwas verzerrtes Bild. K. C. SCHNEIDER (1902) sah in der Wand der Vacuole, die sich zwischen Ellipsoid und Aussenglied „einschiebt", Fibrillen und schreibt: „diese dürften sich im Aussenglied in Windungen legen". Auch BERNARD (1901), dessen Arbeit sonst durch eine seltene Oberflächlichkeit ausgezeichnet ist, zeichnet auf tab. 31 fig. 29 j im Aussenglied eines Zapfens einen spiraligen Faden, den er mit den parallelen Längsstreifen des Innengliedes zusammenhängen lässt; im Text ist nichts davon erwähnt.

So glaube ich annehmen zu dürfen, dass der ganze scleral von der Limitans gelegene Theil der Zapfenzellen umwunden ist von einem spiraligen Fasersystem, bestehend aus zwei bis drei parallelen Fibrillen, das sich an dem Aussenglied ganz zweifellos, an dem Innenglied immerhin mit ziemlicher Deutlichkeit wahrnehmen lässt; vitral von der Grenzmembran kann ich es jedoch nicht weiter verfolgen. W. KRAUSE, der auch an den Zapfen solche Spiralfasern mit Lysol deutlich machen konnte, nimmt nur eine einzige Faser an.

Auch an den Zapfen findet sich ein zweites Fasersystem, das sich als Längsstreifung derselben, parallel der Zapfenaxe, kund giebt. Man kann diese Fasern freilich nicht in der Deutlichkeit wahrnehmen wie bei den Stäbchen; immerhin sieht man sie auf der Oberfläche des keulig angeschwollenen Theils oft mit völliger Sicherheit, und auch auf der Wand des Oeltropfens sind sie bei den betreffenden Zapfen oft erkennbar; auch in der Wand des Paraboloids bei der andern Zapfenart waren sie bisweilen nachweisbar. Aber einerseits konnte ich die Längsstreifung nicht auf das Aussenglied, andrerseits nicht über den Stiel der keulenförmigen Zapfen bis an die Limitans verfolgen, wenn schon nach Analogie mit den Stäbchen zu erwarten ist, dass hier diese Streifen eine ähnliche Ausdehnung haben wie dort.

Meine Hoffnung, an den Stäbchen von *Salamandra* und *Triton* günstigere Bedingungen für die Wahrnehmung der Spiralstructur zu finden, ging nicht in Erfüllung. Auch die Zapfen gaben mir weniger deutliche Bilder als beim Frosch — was freilich auch an dem zufällig weniger günstigen Conservirungszustand liegen mochte. Immerhin liess sich die Spiralfadenstructur in den Aussengliedern der Zapfen bei *Salamandra* deutlich erkennen (Fig. 21).

4. Zapfen von *Thalassochelys corticata* ROND.[1]) und andern

1) Europäische Seeschildkröte.

Reptilien. Bei *Thalassochelys* finden sich in der Netzhaut nur Zapfen. Sie sind verhältnissmässig gross und locker gestellt, so dass, besonders in den Randpartien, diese Netzhaut sehr übersichtliche Bilder giebt. Die Zapfen, welche häufig gepaart sind, zeigen mancherlei interessante Verhältnisse. Ihr Aussenglied ist verhältnissmässig dünn, gegen das Ende etwas verjüngt. Das umfangreiche Innenglied ist in seinem scleralen Theil dunkel färbbar; dieser Abschnitt, den man Ellipsoid oder Aussenlinse (H. Virchow) nennen muss — beide Namen passen nicht zu seiner Form — ist nach innen gewöhnlich gerade abgesetzt und umfasst häufig an seinem scleralen Ende einen Oeltropfen: es lässt sich aber hier nicht so sicher wie bei den Zapfen von *Rana* nachweisen, dass die Substanz des Ellipsoids den Tropfen ganz umgiebt.

Der vitrale Abschnitt des Innengliedes ist heller gefärbt und enthält stets einen Einschluss, der als Paraboloid oder Innenlinse zu bezeichnen ist. Höchst auffällig ist der ausserordentliche Wechsel in der Gestalt und Beschaffenheit dieser Bildung. Sie ist oft so umfangreich, dass sie die ganze Dicke des Zapfens ausfüllt, grenzt dann direct an das „Ellipsoid" und zwar mit planer Fläche, und ist nur gegen den Kern convex (Fig. 22a und b und Fig. 27); zuweilen erscheint sogar der Kern durch das vitrale Ende des Paraboloids geradezu eingestülpt, so dass er demselben kappenartig aufsitzt (Fig. 26). Der Inhalt eines so gestalteten Paraboloids erscheint homogen, mässig färbbar und nicht geschrumpft. An andern Stellen im gleichen Präparat ist die Gestalt des Paraboloids ähnlich, sein Inhalt aber ist offenbar geschrumpft, so dass zwischen dem Inhaltsrest und der Begrenzung des Gebildes ein heller Raum vorhanden ist (Fig. 27). Seltener sind die Fälle, wo das Paraboloid wirklich ellipsoidisch gestaltet ist; in einem derselben konnte ich beobachten, dass die stark färbbare Substanz des Ellipsoids innen einen flachen Eindruck zeigte, entsprechend der Rundung des scleralen Endes des Paraboloids, obgleich dessen Grenze durch einen Abstand von ihm getrennt war (Fig. 22c). — Eine ganz andere Gruppe von Paraboloidbildungen unterscheidet sich von den bisher beschriebenen durch geringe Grösse und Besonderheiten des Inhalts. Dieser liegt in einem hellen Raum, von den Rändern der Höhlung — wahrscheinlich in Folge von Schrumpfung — ziemlich weit zurück gezogen, ist stets dunkel färbbar und hat etwa die Gestalt eines Heuhaufens: seine flache Seite ist sclerad, seine convexe vitrad gerichtet. Selten ist er homogen, meist aus einzelnen Schichten zusammen gesetzt,

die meist nahezu parallel zu der planen Grundfläche, seltener senkrecht zu dieser angeordnet sind (Fig. 23 a—d *Par.*).

Der Kern liegt meist ganz innen von der Limitans, seltener ragt er theilweise scleral durch dieselbe hindurch. Was die vitralsten Theile der Zapfenzelle, die Zapfenfüsse, angeht, so sei, abgesehen von später zu besprechenden Eigenthümlichkeiten, hier erwähnt, dass nicht selten die Füsse benachbarter Zellen sich kreuzen (Fig. 24); ja man findet selbst Stellen, wo ein Zapfenfuss, sehr schräg verlaufend, zwei benachbarte überkreuzt. Ich konnte nirgends ein ähnliches Verhalten erkennen, finde auch, soweit meine Literaturkenntniss reicht, nichts Derartiges verzeichnet. Jedenfalls ist diese Anordnung sehr bemerkenswerth, weil daraus hervorgeht, dass hier bei der Weiterleitung der von den Zapfen aufgenommenen Reize die gegenseitige Mosaikanordnung der letztern nicht die gleiche bleibt, sondern schon beim Uebergang auf die zweite Neuronenschicht Störungen erfährt.

An diesen Zapfen finden wir wiederum die beiden Fasersysteme, wie wir sie bisher, mindestens in einzelnen Theilen, nachzuweisen vermochten. Das System der Längsfasern, welche zu einander parallel ganz oder fast ganz in der Längsrichtung der Zapfen verlaufen, ist besonders auf dem Innenglied von ausnehmender Deutlichkeit. An Querschnitten (Fig. 26 a) erkennt man auch hier, dass es sich nicht um lediglich stärker färbbare linienförmige Partien der Hüllmembran handelt, sondern dass es mindestens fadenförmige Verdickungen sind, welche diese Membran auf ihrer axialen Seite trägt, vielleicht aber selbständige Fäden, die ihr axial stets anliegen, auch da, wo sie sich abhebt; bei den Doppelzapfen (Fig. 26 e) konnte ich sie an der die beiden Zapfen trennenden Linie auf dem Querschnitt nicht nachweisen. Zuweilen kommt es auch hier vor, dass eine dieser fadenartigen Bildungen dicker ist als die übrigen. Vitral kann man die Streifen bis an die Limitans verfolgen; dort aber scheinen sie aufzuhören; wenigstens war der Versuch, sie auch an dem kernhaltigen Theil der Zapfenzelle zu erkennen, stets ohne Erfolg. Häufig ist nun der Zapfen da, wo er die Limitans durchsetzt, plötzlich halsartig verengt; man sieht an solchen Stellen auf Flächenschnitten durch die Retina auch jene Faserbildungen dem Contur des Zapfens folgen und sich radial gegen das Loch in der Limitans orientiren, welches die Zapfenzelle durchsetzt; sie verbreitern sich etwas und hören am Rande desselben scharf abgesetzt auf (Fig. 26 a und b); in der Mitte eines solchen Querschnittes sieht man ge-

wöhnlich noch den scleralen Theil des Kerns getroffen. — Nach der andern Seite, über das Aussenglied hin, setzen sich die Fasern ebenfalls fort; aber es bietet sich nur verhältnissmässig selten die Möglichkeit, sie genau zu verfolgen. Dass das Aussenglied von der Fortsetzung der Hüllmembran überzogen ist, die das Innenglied umgiebt, ist leicht nachweisbar; hier und da konnte ich nun darauf auch jene Längsstreifen erkennen, und zwar im Zusammenhang mit denen des Innenglieds (Fig. 25); ich vermuthe, dass alle Linien des Innengliedes auch auf das Aussenglied sich fortsetzen; sicher nachweisen kann ich das aber nicht.

Das zweite System von Fasern, diejenigen, die spiralig den Zapfen nahe seiner Oberfläche umkreisen, konnte ich am deutlichsten am Aussenglied nachweisen, ja ich wurde gerade bei *Thalassochelys* auf diese Bauverhältnisse des Aussengliedes zuerst aufmerksam und finde bei meinem mit Sublimat-Essigsäure conservirten Material fast auf jedem Schnitt Stellen, welche dieses Verhalten mit aller Klarheit zeigen. Am deutlichsten sind die Spiralzüge im Aussenglied da, wo, wahrscheinlich in Folge des Abziehens der Retina vom Pigmentepithel die Spirale des Aussenglieds in die Länge gezogen und dadurch der Zusammenhang ihrer einzelnen Theile besonders deutlich geworden ist (Fig. 27). Man erkennt da, dass es 2 parallele Fibrillen sind, welche die Spirale bilden. Dass die Spirale unter der Hüllmembran des Aussengliedes verläuft, lässt sich stellenweise mit aller wünschenswerthen Deutlichkeit zeigen (Fig. 25 b). Bis an das scleral Ende des Innengliedes lassen sich die Fibrillen häufig verfolgen, öfters so nahe heran, dass ein Eintreten in dasselbe höchst wahrscheinlich ist; nachweisen konnte ich solchen Eintritt nicht, wohl vor allem deshalb nicht, weil die Wandungen des Oeltropfens, der das scleral Ende des Innengliedes einnimmt, fast überall collabirt sind, wodurch Faltenbildungen entstehen, welche das Verfolgen von Fasern fast unmöglich machen.

Dagegen kann man nahe der Oberfläche des Innengliedes in seltnern Fällen quer schräg verlaufende Liniensysteme wahrnehmen, welche das Oberflächenbild eines Spiralfaserzuges vorstellen können (Fig. 23 a). Besonders konnte ich solche auch bei *Testudo graeca* beobachten, und zwar sowohl über dem Oeltropfen und dem „Ellipsoid" als in der Gegend der Innenlinse (Fig. 30 und 31). Bei *Chamaeleo* (vgl. unten) sind diese Liniensysteme sehr häufig sichtbar. Am ehesten noch ist bei *Thalassochelys* an der Stelle, wo der Zapfen die Limitans durchsetzt, eine Spur von schräg verlaufenden Linien zu

erkennen, die durch das Loch in der Limitans hindurchtraten. Hier und da wollte es mir auch scheinen, als könnte ich solche Linien in der Höhe des Kerns beobachten — aber sie liegen, wie fast all die zuletzt geschilderten Verhältnisse am Innenglied, an der Grenze des Erkennbaren, und es ist schwer, ihre Anwesenheit zu beweisen.

An den Zapfenfüssen aber kann man da, wo wir es mit faserartig langgezogenen zu thun haben, eine fibrilläre Faserung nachweisen, welche dieselben in gestreckter Spirale umläuft, ähnlich wie an den „Stielen" der Froschzapfen (Fig. 28). Am sonderbarsten aber, und wohl nur durch schlank spiralige Anordnung von Fibrillen entstanden zu denken, sind die kurzen gedrungenen Zapfenfüsse von Sanduhrform (Fig. 29), an denen man den Spiralverlauf der Fasern oft deutlich nachweisen kann.

Also auch hier finde ich an verschiedenen Stellen der Zapfen spiralig verlaufende Faserzüge, und ich vermuthe, dass sie alle zu dem gleichen System von Fasern gehören, die den Zapfen spiralig umkreisen, dass also die Fasern im Zapfenfuss nichts anders sind als die Enden der Spiralfasern des Aussenglieds und die Spuren von Fasern am Innenglied zu der Verbindungsstrecke zwischen beiden gehören.

Die Retina von *Chamaeleo vulgaris* enthält wie diejenige von *Thalassochelys* nur Zapfen. Diese stehen fast auf der ganzen Fläche der Retina dicht gedrängt und sind daher sehr schlank und schwer zu analysiren; aber an den Randpartien, wo sie lockerer stehen und plumper sind, bieten sie höchst interessante Untersuchungsobjecte.

Das dünne und verhältnissmässig kurze Aussenglied sitzt an einem Innenglied von ziemlicher Dicke, das sich sclerad allmählich verjüngt. Innen- und Aussenglied sind von einer Hüllmembran umgeben, an der man ebenso wie bei *Thalassochelys* längs verlaufende faserartige Streifen wahrnimmt, unter denen zuweilen einer durch Dicke hervorragt (Fig. 36). Sie lassen sich bis zur Limitans verfolgen (Fig. 35 und 36); am Aussenglied jedoch kann ich sie bei meinen Präparaten nicht nachweisen. — Das Innenglied ist in seinem scleralen Abschnitt stärker färbbar, ohne dass jedoch eine scharfe Grenze gegenüber dem hellern innern Theile vorhanden ist (Fig. 34); auch ist der Unterschied in der Färbbarkeit bei weitem nicht so deutlich wie bei den meisten andern Objecten. Die Grenze wird gewöhnlich gebildet durch das Paraboloid, das meist den ganzen Querschnitt des Zapfens erfüllt. Es enthält eine homogene Binnenmasse von heller Färbung und eine scheinbar dichtere, dunkel ge-

färbte Schale (Fig. 33 *Par.*). Die gegenseitige Lage von Kern, Paraboloid und Limitans ist eine sehr verschiedene: der Kern liegt oft vitral von der Limitans oder in der Höhe derselben, selten scleral von ihr; das Paraboloid liegt am Kern zuweilen dicht an, so dass er dellenartig eingedrückt erscheint, oder sie sind durch einen plasmatischen Raum von einander getrennt. In zwei Fällen konnte ich sogar beobachten, dass das Paraboloid vitral von Kern und Limitans liegt (Fig. 34), eine seltsame Lage, von der ich sonst nirgends ein Beispiel mitgetheilt finde.

Am Innenglied dieses Zapfens konnte ich nun mit grösserer Deutlichkeit als bei andern Reptilien jene quer schräg verlaufenden Parallellinien erkennen, die ich als Spuren eines Spiralfasersystems deuten zu dürfen glaube, und in der Ueberzeugung, dass es keine Kunstproducte sind, werde ich dadurch bestärkt, dass ich sie in gleicher Weise sehe bei Präparaten, die nach 3 verschiedenen Methoden (Sublimat-Essigsäure, Kaliumbichromat-Essigsäure, 4 % Salpetersäure) conservirt wurden. Die Faserbildungen scheinen der Hüllmembran nahe zu liegen und bewirken hier und da selbst eine geringe Einziehung derselben, ohne dass aber der Verdacht Raum haben könnte, wir hätten es hier mit Falten zu thun (Fig. 37 b); viel häufiger aber sind sie an Zapfen sichtbar, deren Hüllmembran völlig glatt ist (Fig 37 a und c). Einmal konnte ich durch mikrometrische Tubusbewegung diese Fasern auch auf die andere Seite des Zapfens verfolgen, wo sie in entgegengesetzt schräger Richtung verlaufen (Fig. 38). Auch auf dem Oeltropfen konnte ich an einer Stelle eine Schrägstreifung von darüber verlaufenden Fasern wahrnehmen. Zwar stellen die Zeichnungen, die ich gebe, die Fasern immer noch deutlicher dar, als sie sichtbar waren; ihre Anwesenheit aber glaube ich mit aller Sicherheit behaupten zu können. — Die Aussenglieder waren beim Abziehen der Retina vom Pigmentepithel meist abgerissen; wo sie erhalten sind, zeigen sie sich homogen gefärbt.

In sehr deutlicher Weise ist die Fadenspirale des Aussengliedes an einem Stäbchen von *Ascalabotes maurctanicus* L.[1]) sichtbar (Fig. 32): es ist hier das Aussenglied durch irgend einen Zufall etwas in die Länge gezogen, und die Windungen der Spirale sind dadurch von einander entfernt. Jede Windung zeigt 3 neben einander laufende Fasern, und bei tiefer Einstellung sieht man die auf der abgewandten Seite verlaufenden Theile der Spirale. Das Ver-

1) Gemeiner Gecko.

halten der Fibrillen im Innenglied konnte ich an diesen Präparaten nicht ergründen.

Allgemeines. Die vorstehenden Untersuchungen beschäftigen sich in der Hauptsache mit 2 Fasersystemen, oder sagen wir zunächst vorsichtiger, Liniensystemen an den Stäbchen und Zapfen, von denen das eine schon lange gesehen und beschrieben wurde und nur nach seiner Ausdehnung und seiner Bedeutung strittig sein kann, während das andere bisher kaum gekannt, nur von zwei Untersuchern gesehen, aber nirgends anerkannt worden ist: das erste sind jene Fasern oder Linien, welche ganz oder doch nahezu in der Längsrichtung der Sehzellen parallel zu einander verlaufen; das zweite ist das System von Spiralfasern.

Jene Längsfasern stehen nach unsern Befunden in so enger Beziehung zu der Hüllmembran der Stäbchen und Zapfen, dass es nöthig ist, zunächst über diese einige Worte zu sagen.

Die Ansichten der verschiedenen Forscher über das Vorhandensein solcher Membranen gehen sehr aus einander. MERKEL (1870) richtete sein Augenmerk speciell auf diese Frage und legt ihr eine grosse Bedeutung bei für die Entscheidung, ob die Stäbchen und Zapfen wirklich der Lichtempfindung dienen; denn, so führt er aus, ist „ein Gewebselement von einer bindegewebigen Scheide umhüllt, so ist das, nächst dem wirklichen Zusammenhang mit Opticusfasern, der sicherste Beweis für die nervöse Natur desselben, da es ja doch bisher unerhört ist, dass ein Bindegewebselement ohne weitere Zwecke in einer Bindegewebsscheide steckte". Er findet denn auch die Membran am Innen- und Aussenglied bei den von ihm untersuchten Wirbelthieren aus allen Classen. Nur die Aussenglieder der Stäbchen bei den Amphibien scheinen ihm eine solche nicht zu besitzen; die gegentheilige Angabe von LANDOLT (1871), mit dem er im übrigen übereinstimmt, erklärt er für Täuschung. MAX SCHULTZE (1871 a) spricht nur von einer „aus der Streifung des Innengliedes sich entwickelnden Faserhülle für das Aussenglied, welche sich wenigstens auf eine gewisse Strecke conserviren lässt." SCHWALBE (1874) äussert sich dahin, „dass bei keinem Thiere dem Innenglied der Stäbchen und Zapfen eine distincte Membran zukomme, wenn wir nicht die Faserkörbe als eine Art Membranbildung auffassen wollen, wogegen ich mich schon aussprach". „Die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen werden dagegen bei allen von mir genauer untersuchten Formen (Amphibien, Vögeln) mit ihrem dem Innenglied benachbarten Ende in eine kurze röhrenförmige Hülle aufgenommen, während der grössere Theil frei bleibt. Diese meist feinstreifige Hülle vermittelt den Zusammenhang zwischen Innen- und Aussenglied, sie ist eine directe Fortsetzung der Rindenschichte des Innengliedes, nicht der Faserkörbe." — C. K. HOFFMANN (1876—77) schildert

bei Amphibien, Reptilien und Vögeln eine Membran, die das Aussenglied der Stäbchen und Zapfen umgiebt und die direct mit der Substanz des Innengliedes zusammenhängen soll; an den Innengliedern jedoch leugnet er eine besondere Membran und meint, was Merkel als solche bei den Vögeln beschrieben habe, könne nichts Anderes sein als die Schultze'schen Faserkörbe, „welche jedoch ganz anders sich verhalten als Merkel angiebt". Kuhnt (1877) findet, dass die Hüllen der Aussenglieder in zarte Hüllen der Innenglieder übergehen, die wahrscheinlich mit der Limitans externa in Verbindung stehen. Dogiel (1883) wiederum constatirt, für die Ganoiden, wie Schwalbe, dass die Rindenschicht des Innengliedes als besondere Hülle auf das Aussenglied übergeht. Greeff (1900) bestätigt neuerdings das Vorhandensein einer Hülle auf Innen- und Aussenglied.

An den Innen- wie Aussengliedern der Stäbchen und Zapfen konnte ich bei den von mir untersuchten Formen feine röhrenförmige Hüllen beobachten, die das Aussenglied bis an dessen sclerales Ende überziehen. Häufig kann man erkennen, dass sie sich unter dem Einfluss der Reagentien abheben, und auf Querschnitten sind sie mit Sicherheit nachweisbar, auch an den Aussengliedern der Stäbchen von *Rana*, wo Merkel sie vermisste. Ob diese Hülle vitral mit der Limitans zusammenhängt, konnte ich nicht sicher ermitteln. Es ist mir das jedoch wahrscheinlich; denn vitrad konnte ich sie nie über die Limitans hinaus verfolgen. Sie als einfache Zellmembran aufzufassen, halte ich deshalb nicht für angängig, weil sich nie eine Fortsetzung derselben auf die vitralen Theile der Sehzellen nachweisen lässt.

Die Längsstreifung der Stäbchen und Zapfen, welche nach meinen Untersuchungen an diese Hülle gebunden ist, wurde schon früh erkannt. Aber auch hier gehen die Angaben sehr aus einander, vor allem darüber, ob auch das Innenglied eine solche Streifung aufweist.

Hensen (1867) hat zuerst an den Froschstäbchen eine Längsstructur beschrieben, die er auf eine Lage ziemlich dicker runder Fasern deutet, welche das Aussenglied der Stäbchen überziehen; er konnte einmal auch deutlich wahrnehmen, dass diese Fasern auch auf das Innenglied übergehen. Merkel (1870) sieht in den Längsstreifen weiter nichts als Faltungen der Membran oder Ecken und hervortretende Kanten der mit Reagentien behandelten Stäbchen und Zapfen. Max Schultze (1871 a) kann für das Aussenglied der Amphibienstäbchen eine Selbständigkeit der Streifen in Form ablösbarer Fasern nicht nachweisen und glaubt, dass die Erscheinung der Längsstreifung hier auf einer Cannelirung der Oberfläche beruhe. Für die Stäbchen des Menschen dagegen kommt er später (1871 b) doch zu der Ansicht, dass hier ein zusammenhängendes Fasersystem vor-

handen sein dürfte. „Wahrscheinlich leiten sich die feinen Fasern der Oberfläche von den Faserkörben der Innenglieder ab. Dieselben stellen einen Faserkorb auch um das Aussenglied dar, welcher, wo deutliche Längsrinnen auf der Oberfläche der Aussenglieder vorkommen, in diese eingebettet liegt, und hier wieder mit den pigmentirten und nicht pigmentirten Fortsätzen der Pigmentzellen in Berührung, ja vielleicht in Continuität treten kann." Dagegen findet SCHWALBE (1874), dass die Längsstreifung des Innengliedes und des Aussengliedes ganz verschiedener Natur seien: am Aussenglied glaubt er die Erscheinung lediglich bewirkt durch die Cannelirung, nicht durch Fasern, deren Substanz gegen die des Aussengliedes scharf abgegrenzt wäre; am Innengliede dagegen ist die Streifung mit aller Sicherheit auf die Anwesenheit feiner Fasern zurückzuführen, und zwar gehen da, wo sie sich nur auf das vitrale Drittel des Stäbchens erstreckt, die Fasern von der Membrana limitans aus (Faserkorb); der sclerale Theil der Längsstreifung des Stäbcheninnengliedes aber kommt wenigstens beim Menschen auf Rechnung einer innern Differenzirung, des sog. Fadenapparats: das wären also im Ganzen 3 Arten von Längsstreifung am gleichen Stäbchen: zu innerst aufliegender Faserkorb, dann „innere Differenzirung" und am Aussenglied Cannelirung. — Als Fasern fasst C. K. HOFFMANN (1876—77) diese Streifen auf, die er an den Aussengliedern von Stäbchen und Zapfen bei Amphibien, Reptilien und Vögeln findet. — DOGIEL (1883) erkennt feine Streifen auch am äussern Ende des Innengliedes von Stäbchen und Zapfen bei den Ganoiden und zeichnet bei den Zapfen des Menschen (1884) diese Streifen, die dem Fadenapparat MAX SCHULTZE's entsprechen, bis zur M. limitans ext. fortgesetzt. GREEFF (1900) lässt die Längsstreifung hervorgebracht sein durch alternirende Längsrillen und Leisten; von Fasern ist keine Rede.

Die Längsstreifung der Oberfläche von Stäbchen und Zapfen habe ich nun in einer Anzahl der untersuchten Fälle von der Limitans bis zum scleralen Ende der Stäbchen und Zapfen zusammenhängend verfolgen können, nämlich bei den Zapfen von *Chondrostoma*, den Stäbchen von *Rana* und den Zapfen von *Thalassochelys;* bei den Stäbchen der Selachier und den Zapfen von *Chamaeleo* war sie nur am Innenglied nachweisbar, liess sich aber dort bis zur Limitans verfolgen, welch letzteres am Innenglied der Zapfen von *Rana* mir nicht möglich war; aus den negativen Befunden möchte ich aber nicht ein Fehlen der Längsstreifung an den Aussengliedern in diesen letztern Fällen folgern; ja ich bin vielmehr der Ueberzeugung, dass sie auch da vorhanden ist und in günstigern Präparaten als die meinen zu finden sein wird. Dabei sieht man in den erstgenannten Fällen die Streifen von den Innen- auf die Aussenglieder übergehen, so dass an der Zusammengehörigkeit und gleichen Beschaffenheit derselben kein Zweifel sein kann. Querschnitte durch die Stäbchen und Zapfen zeigen, dass überall, sowohl in den Innen-

wie den Aussengliedern, dieser Längsstreifung distincte Verdickungen der Membran entsprechen, welche derselben axial anliegen und sich mit ihr von der Unterlage abheben — nie aber sah ich sie von der Membran getrennt. Ob sie mit ihr von vorn herein zusammengehören, also eine Längsstructur der Hülle vorstellen, oder ob wir es mit Fasern zu thun haben, die mit der Membran innig verklebt sind, das vermag ich nicht zu entscheiden. In diesem Sinne möchte ich den Ausdruck Fasersystem beschränkt wissen, den ich öfters gebraucht habe. Der Zusammenhang dieser Bildungen mit der Membran macht es im höchsten Grade wahrscheinlich, dass sich letztere stets so weit erstreckt wie jene, und er bildet noch eine gewichtige Stütze für die früher oft in Zweifel gezogene Anwesenheit der Membran an den Innengliedern.

M. Schultze's Vermuthung, dass diese Fasern eine Fortsetzung der Faserkörbe darstellen, die den vitralen Abschnitt des Innengliedes umgeben, ist mir nicht wahrscheinlich. Beim Frosch erscheinen zwar die vitralen Enden der Fasern verdickt auf eine Strecke, die etwa der Länge der Faserkörbe entspricht. Aber bei der Imprägnirung der Müller'schen Stützzellen mit Chromsilbersalzen, wobei ja die Faserkörbe sich im Zusammenhang mit jenen darstellen lassen, sind nie, soweit ich weiss, Faserbildungen mit imprägnirt, die sich über die Stäbchen und Zapfen hinaus erstrecken. Sicher ist jedenfalls, dass viele dieser Fasern der Faserkörbe eine solche Verlängerung nicht erfahren, was man an den Randtheilen der Chamaeleon-Retina (Fig. 33) und vielfach in der Froschretina (Fig. 20 b) erkennen kann. Gegen die Identität mit Fasern der Müller'schen Zellen spricht aber vor allem die Thatsache, dass diese Faserbildungen oder Verdickungen der Hüllmembran auf der axialen, nicht auf der oberflächlichen Seite anliegen.

Von dem sog. Fadenapparat, der in den Stäbchen und Zapfen beim Menschen am scleralen Ende der Innenglieder zu beobachten ist, sich aber zuweilen auch über das ganze Innenglied verfolgen lässt (Max Schultze, 1871 a, p. 1002, fig. 355), giebt M. Schultze an, dass er sich als feine Faserhülle auf das Aussenglied verfolgen lasse. Es scheint mir, dass wir hier die gleiche Bildung vor uns haben wie die oben besprochenen; doch habe ich in Bezug auf die Retina der Säuger keine eignen Erfahrungen.

Die Längsstreifung an der Oberfläche der Stäbchen und Zapfen ist in verschiedener Weise gedeutet worden. Hensen (1867), der Entdecker dieser Bildungen, hält die Fasern nicht für nervös und glaubt, dass sie der von frühern Autoren beschriebenen Stäbchen-

scheide entsprechen. M. Schultze (1871 c) zieht in Erwägung, ob in dieser Hülle Neurofibrillen enthalten seien, muss das aber als nur ganz zweifelhaft bezeichnen. Während Merkel (1870) die Längsstreifung als Kunstproduct auffasst, kommt C. K. Hoffmann (1876—77) zu einer eigenartigen Auffassung: „Das Vorkommen von Haaren — so deutet er die Linien bezw. Fasern —, welche von der Substanz des Innengliedes der Stäbchen und der Zapfen abtreten, giebt uns wahrscheinlich wohl das Recht, die Stützzellen Müller's als ein haartragendes Neuroepithelium aufzufassen"; er vergleicht sie dem entsprechend mit den Riechzellen, den Hörzellen des Corti'schen Organs und der Ampullen sowie den Sinneszellen der Seiten- und Kopfcanäle. Doch ist ihm Niemand darin gefolgt. Zu erwähnen ist ferner die Annahme von Krause (1892), der für die Stäbchen des Frosches angiebt, dass die „Cannelirung ... durch haarförmige contractile Ausläufer der Zellenfortsätze der Pigmentschicht der Retina bedingt" wird. Aber an Stäbchenquerschnitten, welche von der Hüllmembran umgeben sind, ist ja die Cannelirung gar nicht nachweisbar, sondern nur an den hüllenlosen Plättchen, die man bei Zertrümmerung des Aussengliedes erhält. — Neuerdings hat K. C. Schneider (1902) die parallelen Längsfasern an der Oberfläche der Froschstäbchen als Neurofibrillen aufgefasst. Er glaubt den Zusammenhang dieser Fibrillen mit Faserbildungen im Stäbchenfuss nachweisen zu können; aber ich kann seinen Befunden und somit auch seiner Deutung nicht beistimmen.

Nach meiner Ansicht dürfte die Function dieser Faserbildungen eine mechanische sein und in der Festigung der Stäbchen- bezw. Zapfenhülle bestehen. Dafür spricht die enge Verbindung, in der sie mit der Membran stehen, und das Zusammenfallen ihrer Erstreckung mit der Ausdehnung der Hülle.

Das zweite Liniensystem, das an den Stäbchen und Zapfen erkennbar ist und oben als System der Spiralfäden dargestellt wurde, bietet grössere Schwierigkeiten sowohl für die Wahrnehmung als auch für die Deutung. Bisher nur von Ritter und Krause an wenigen Objecten gesehen, ist es den Nachuntersuchern entgangen und hat keine Anerkennung gefunden. Meine Untersuchungen haben mannigfaltige Spuren des Vorhandenseins solcher spiralig verlaufenden Fibrillen zu Tage gefördert; aber auch sie können leider nicht den Anspruch auf Vollständigkeit und lückenlosen Zusammenhang machen. Am besten steht es mit dem Nachweis solcher Spiralfäden in den Aussengliedern, wo ich sie besonders

deutlich in den Stäbchen von *Chondrostoma*, den Zapfen von *Rana*, den Zapfen von *Thalassochelys* und den Stäbchen von *Ascalabotes* erkennen konnte. In das Innenglied liessen sich diese Faserbildungen verfolgen bei den Stäbchen von *Chondrostoma* und den Zapfen von *Rana*, bei erstern auch mit Wahrscheinlichkeit in den fadenförmigen Theil des Stäbchens bis über den Kern und zum Endknöpfchen. Bei andern Formen lassen sich spiralig verlaufende Fibrillen an einzelnen Stellen sehen, so bei den Zapfen von *Thalassochelys* und *Testudo* andeutungsweise am Innenglied und bei jenen dann wieder vitral vom Kern, in den Zapfenfüssen, bei den Zapfen von *Chamaeleo* um das ganze Innenglied. Dass diese aber alle zu dem gleichen Fibrillensystem gehören, das ist eine Vermuthung, die sich einmal auf so übersichtliche Fälle wie die Stäbchen von *Chondrostoma*, andrerseits auf die Gleichartigkeit in der Natur dieser Bildungen stützt. Ich stelle also die Hypothese auf, dass die Stäbchen- und Zapfenzellen in ihrer ganzen Ausdehnung von spiralig nahe der Oberfläche verlaufenden Fibrillen umzogen sind.

Gegen das Vorhandensein solcher Spiralfibrillen sind mir mehrere Einwände gemacht worden. Bütschli (1903) wies auf die Möglichkeit hin, dass der Eindruck spiralig verlaufender Fadenstructuren durch ein etwas in die Quere gezogenes Wabenwerk hervorgebracht werden könne. Aber die Bütschli'schen Wabenstructuren, wie sie ja in dem Protoplasma von Protozoen oft so überaus deutlich sich darbieten, sind viel zu fein, als dass sie solche Bilder geben könnten wie etwa Fig. 27 vom Aussenglied bei *Thalassochelys*. Ich glaube auch kaum, dass Herr Geheimrath Bütschli die Möglichkeit einer solchen Deutung jetzt noch aufrecht erhält, nachdem er einige meiner Präparate gesehen hat. Von anderer Seite wurde mir der Einwand gemacht, es sei lediglich eine in Unordnung gerathene Plättchenstructur, welche ich als Spiralfasern aufgefasst habe. Die ganze Schilderung meiner Befunde widerlegt schon diese Ansicht; ich möchte besonders wieder auf Fig. 27 verweisen, wo die Spirale in einem Zapfenaussenglied von *Thalassochelys*, wahrscheinlich durch Abziehen des Pigmentepithels, in die Länge gezogen und damit viel deutlicher geworden ist und zugleich jede Aehnlichkeit mit gestörter Plättchenstructur, wie sie ja an Froschstäbchen oft zu sehen ist, verloren hat. Ferner könnte dieser Einwand natürlich nur für die Aussenglieder gelten; ich kann aber bei den Stäbchen von *Chondro-*

stoma und den Zapfen von *Rana* die Fortsetzung der Fasern auf das Innenglied deutlich verfolgen. Auch Falten der Hülle können für die queren Schrägstreifen, als welche die Spiralfäden sich oft darstellen, nicht verantwortlich gemacht werden; denn die oft gleichfalls sichtbare Längsstreifung der Hülle ist völlig ungestört und zeigt damit deutlich, dass solche Falten nicht vorhanden sind. So lassen sich die verschiedenen Vermuthungen, welche die Spiralfäden als Täuschung des Beobachters erklären möchten, mit Leichtigkeit zurückweisen. Wir haben es hier mit Thatsachen zu thun, die eine Berücksichtigung und Erklärung verlangen.

Die Deutung, welche ich in diesem System von spiralig um die Stäbchen und Zapfen verlaufenden Fibrillen gebe, ist folgende: es sind Neurofibrillen, die leitenden Elemente des Nervensystems, die auch hier, in den Sehzellen der Wirbelthiere, vorhanden sind und in der geschilderten Weise verlaufen.

Durch meine Untersuchungen an einer grossen Anzahl von Wirbellosen bin ich (1902) zu der Ueberzeugung gekommen, dass in dem Bau der Sehorgane in der Thierreihe eine grosse Uebereinstimmung herrscht, derart, dass überall die Sehzellen primäre Sinneszellen sind und dass in ihnen wiederum die recipirenden Elemente in den allermeisten Fällen durch Neurofibrillen dargestellt werden, welche in diesen Sinneszellen frei endigen. Es war daher von vorn herein zu vermuthen, dass die Sehorgane der Wirbelthiere keine Ausnahme machen, dass sie, wie in dem Vorhandensein primärer Sinneszellen, so auch in dem von Neurofibrillen mit denen der Wirbellosen übereinstimmen würden. Es ist denn auch schon früher in diesen Zellen nach Neurofibrillen gesucht worden. M. Schultze (1871a), der Begründer der Neurofibrillentheorie, die jetzt durch Apáthy's glänzende Untersuchungen so erfolgreich neu belebt worden ist, sprach es direct als Forderung aus, dass sich in den Stäbchen und Zapfen Neurofibrillen finden müssten, und zwar in den oberflächlichen Theilen derselben: „Sind die Aussenglieder mehr als ein Reflexionsapparat, stehen sie mit den die Innenglieder unzweifelhaft constituirenden Nervenfasern in Verbindung, was aus mancherlei Gründen für das Wahrscheinlichste gehalten werden muss, so können bei dem von mir nachgewiesenen Mangel innerer Canäle die Nervenfasern nur auf der Oberfläche liegen, falls nicht anzunehmen wäre, dass das Aussenglied in seiner ganzen Substanz nervös sei, wogegen wieder mancherlei Bedenken zu erheben sind.“ „Was . . . den Zu-

sammenhang von Innen- und Aussenglied der Zapfen sowohl als der Stäbchen betrifft, so ist dieser, soweit die directe Beobachtung reicht, zunächst durch eine äusserst zarte, wie es scheint, feinfasrige Hülle vermittelt. Ob in dieser Nervenfibrillen enthalten sind, kann jetzt nur als ganz zweifelhaft bezeichnet werden." — Auch K. C. Schneider (1902) suchte nach Neurofibrillen in den Stäbchen und Zapfen beim Frosch und glaubte sie z. Th. in den parallelen längsfaserartigen Bildungen auf der Oberfläche der Aussenglieder gefunden zu haben (vgl. oben), z. Th. sah er in dem feinfasrigen Bau des Plasmas der Sehzelle Andeutungen von Neurofibrillen.

Der Entdecker der Spiralfasern in den Stäbchen und Zapfen, Ritter, giebt eine Deutung seines Befundes nur mit den Worten (1891 a): „Dass die von Engelmann beschriebene Beweglichkeit der Zapfen in diesem Faden ihren anatomischen Grund finden würde, erlaube ich mir anzudeuten." Wie Krause (1895) zu der Angabe kommt, Ritter erkläre diese Spiralfasern für Nervenfasern, resp. das wahre Ende des Nervus opticus, ist mir unerklärlich; in den beiden angeführten Arbeiten Ritter's (1891 a und b) finde ich nirgends eine solche Deutung; ja Ritter ist sogar unsicher, ob das, was er Fasern nennt, nicht etwa als Röhren aufzufassen sei. Krause (1892) selbst erkannte die Spiralfasern nur im Aussenglied und betrachtet sie „als grosse Cilien oder zusammengeklebte schlanke Büschel von solchen", „da die Stäbchen und Zapfen bekanntlich Flimmerhaaren des embryonalen Centralcanals homolog sind" — eine Deutung also, die sehr an die erinnert, welche von C. K. Hoffmann für die Längsstreifung des Aussengliedes gegeben hat (vgl. oben S. 499).

Wenn wir den Vergleich der Sehzellen bei den Vertebraten mit den Sehzellen in epithelialen Netzhäuten von Wirbellosen, z. B. von Anneliden oder Cephalopoden, weiter durchführen, so liegt es auf der Hand, dass man nicht das, was man hergebrachter Weise bei den Vertebraten als Stäbchen und Zapfen bezeichnet, also den scleral von der Limitans gelegenen Theil der Sehzelle, mit den Stäbchen jener Wirbellosen vergleichen kann, sondern nur das Aussenglied. Denn das Innenglied ist substantiell vollkommen mit dem Zellkörper der Stäbchen und Zapfen übereinstimmend: es besteht aus protoplasmatischer Substanz und „entspricht", mit Schwalbe (1887) gesprochen, „dem peripheren protoplasmatischen Ende einer Cylinderepithelzelle". Es bildet gleichsam einen Sockel, auf dem das eigentliche Stäbchen steht. Es existirt ja auch keine scharfe Grenze zwischen Innenglied und Körper der Sehzelle, und wenn der Schnitt dünn genug ist, kann man an dickern Stäbchen und Zapfen auch die Membrana limitans nicht über die Sehzelle hinweglaufen sehen, sondern es stehen die beiden Theile in innigstem Zusammenhang und

gehen in einander über. Der Kern liegt ja auch häufig im Innenglied, scleral von der Limitans, z. B. nicht selten bei den Stäbchen vom Frosch, fast regelmässig bei den Zapfen von *Chondrostoma* und *Thalassochelys*, zuweilen bei denen von *Chamaeleo* und in vielen andern Fällen. Auch die besondern Differenzirungen im Innenglied ändern daran nichts. Die sclerale Umbildung, das Ellipsoid, kann nicht als ein „gut abgegrenzter Inhaltskörper" (v. Ebner 1902) bezeichnet werden: ich habe in einer Anzahl von Fällen keine Abgrenzung (*Chamaeleo*, manche Selachier), in allen andern Fällen wenigstens keine linienartig scharfe, der Begrenzung des Paraboloids ähnliche Abgrenzung dieses Gebildes gefunden; die wohl überall angegebene Wölbung desselben auf der vitralen Seite liess sich auch nicht erkennen. Das Paraboloid (H. Virchow's Innenlinse) ist allerdings ein „gut abgegrenzter Inhaltskörper"; dass er aber das Innenglied nicht grundsätzlich gegenüber dem kernhaltigen Körper der Sehzelle charakterisiren kann, zeigt der oben (S. 494) beschriebene Fall, wo ich bei *Chamaeleo* dieses Gebilde zweimal vitral von Kern und Limitans auffinden konnte. Es verlängern sich eben bei den Wirbelthieren die Sehzellen über ihre ursprünglich freie Grenze (die Limitans) hinaus, wie sie bei den Cephalopoden über die ursprünglich basale Grenze, die Basalmembran, hinauswachsen. Wenn ich nicht fürchtete, eine zu grosse Verwirrung anzurichten, so würde ich vorschlagen, für die Aussenglieder in der Wirbelthiernetzhaut und die Stäbchen der epithelialen Retina bei den Wirbellosen einen neuen gemeinsamen Namen einzuführen; es genügt aber einstweilen, meiner abweichenden Ueberzeugung betreffs der Analogie-(Homologie-?)Verhältnisse Ausdruck zu geben, in der Weise, wie ich es hier gethan habe.

Auch in den Stäbchen der Cephalopoden und denen von *Alciope* finden wir eine Neurofibrille, die mehr oder weniger in Spiralwindungen verläuft, welche sich dann naturgemäss den Wandungen der Stäbchenröhre anlegen; nur ist die Stäbchenhülle hier dicker, resistenter als bei den Vertebraten, von Cuticula-ähnlicher Beschaffenheit. Innerhalb derselben verläuft die Neurofibrille offenbar in der homogenen festflüssigen Grundsubstanz. Bei den Aussengliedern der Wirbelthier-Sehzellen dagegen sind mehrere Neurofibrillen vorhanden, sie sind länger und die Spiralwindungen daher dichter, und sie liegen der hier dünnen Hüllmembran dicht an; die axiale Grundsubstanz dagegen ist hier consistent, gleichsam zum Ersatz für die mangelnde Festigkeit der Hüllmembran: sie übernimmt die Rolle, welche dort der cuticularen Stäbchenröhre zukommt, dem Stäbchen die nöthige

Festigkeit zu geben. Ihre Schichtung kann man vielleicht als eine Folge successiver Ausscheidung von Seiten der Sehzelle betrachten; damit ist aber nicht ausgeschlossen, dass mit dieser Schichtung noch ein besonderer katoptrischer Effect verbunden ist, der für den Receptionsprocess eine nicht unwichtige Rolle spielt, etwa wie ihn Zenker (1867) ausgedacht hat, nach dessen Vermuthung durch diese Anordnung die fortschreitenden Lichtwellen in stehende verwandelt und dadurch in ihrer Wirkung erhöht werden sollen.

Mit solchen Verhältnissen im Bau der Stäbchen und Zapfen lässt es sich aber nicht vereinigen, dass man dieselben schlechthin als Cuticularbildungen (Wiedersheim, W. Krause 1884) oder Abscheidungsproducte der äussern Körnerschicht (Gegenbaur 1898) ansieht. Selbst nur die Aussenglieder so zu bezeichnen, wie es Schwalbe (1874) und nach ihm viele andere thun, dürfte bei dem complicirten Bau dieser Gebilde nicht angehen. Diese falsche Bezeichnung ist aber so verbreitet, dass es sich lohnt, specieller gegen sie Front zu machen.

Nachdem man früher die recipirenden Elemente der Sehorgane als Nervenenden auffassen zu können glaubte, war es Hensen (1865), der zuerst, auf vergleichend anatomischer Basis fussend, die Stäbchen und Zapfen allgemein für Cuticularbildungen erklären zu können glaubte: die cuticularen Hüllen der Stäbchen bei Cephalopoden und Anneliden, und besonders die zu anscheinend homogenen Bildungen verschmolzenen Stiftchensäume der Arthropoden-Rhabdome gaben dieser Auffassung eine Stütze, und Hensen sagt speciell in Bezug auf die Stäbchen der Wirbelthiere, dass er bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Säugethierretina auf keinen Befund gestossen sei, der die Möglichkeit, dass auch hier die Stäbchen zum Theil Cuticularbildungen seien, ausschlösse. Aber die vergleichend anatomischen Gründe sind inzwischen gefallen; ich habe in all den angeführten Gebilden und in noch vielen andern Sehzellen von Wirbellosen die Anwesenheit von Neurofibrillen als recipirenden Organen nachzuweisen gesucht, und Andere haben diese Befunde bestätigt.

Auch die Entwicklung der Stäbchen und Zapfen kann nicht für deren Natur als Cuticularbildungen angeführt werden, wie Schwalbe (1874) in Hinweis auf M. Schultze's Untersuchungen thut. Man hat sich, vielleicht durch den Vergleich mit dem Verhältniss des Integuments der Arthropoden mit seinen Hökern und Borsten, daran gewöhnt, mit dem Herauswachsen von Zellen über

die freie Fläche ihres Epithelverbandes gleich den Begriff der Cuticularbildung eng zu vereinigen, während doch die Cuticularisirung ein Process für sich, die substantielle Umwandlung eines freien Zellendes (wahrscheinlich aber nirgends ein eigentlicher Absonderungsprocess) ist.

Gegen die Auffassung der Stäbchen und Zapfen als Cuticularbildungen liesse sich zunächst die Consistenz der Aussenglieder anführen. Zwar sagt W. Müller (1874) gegenüber einem solchen Einwand von vorn herein: „An der cuticularen Natur der Augenglieder ändert deren weiche Beschaffenheit nichts; denn die Consistenz und Elasticität der Cuticularabscheidungen wird, wie die elementarste Kenntniss der vergleichenden Anatomie lehrt, dem Bedürfnis angepasst.“ Aber es würde wohl dem Autor nicht gelingen, eine zweifellose Cuticularbildung von so vergänglichem Charakter wie die Aussenglieder der Stäbchen und Zapfen anzuführen, und ebenso wenig, das Bedürfniss solcher Consistenz für den gegebenen Fall nachzuweisen. Wenn auch die Froschstäbchen durch die Schichtung der Aussenglieder an Cuticularbildungen erinnern, so würde es immerhin wenig zu dieser Beschaffenheit stimmen, dass die einzelnen Scheiben in ihrer Substanz nicht gleichartig sind, sondern axial einen weniger färbbaren, scharf abgesetzten Bezirk besitzen. — Gegen einfach cuticulare Beschaffenheit der Aussenglieder spricht auch das Vorhandensein einer Hülle um dieselben, „da es ja doch bis jetzt,“ um mit Merkel (1870) zu sprechen, „unerhört ist, dass ein Bindegewebselement ohne weitere Zwecke in einer Bindegewebsscheide steckt.“

Der Bau des Aussengliedes ist viel zu complicirt, als dass es lediglich als cuticularer Fortsatz oder Anhang des Innengliedes angesehen werden könnte. Mag man von der axialen Grundsubstanz immerhin sagen, sie sei durch Absonderung entstanden, so kann man doch die Hüllmembran und die Spiralfadenbildungen nicht schlechthin vernachlässigen. Speciell die letztern sind Bildungen, die dem Aussenglied einen besondern Charakter aufdrücken, und ich halte es in jeder Weise für befriedigend, wenn man diese Fäden für Neurofibrillen erklärt.

Wenn diese Hypothese angenommen wird, so ist natürlich sofort der Streit erledigt, ob die Lichtreception im Innen- oder im Aussenglied stattfindet. Gerade die Annahme einer cuticularen Natur des Aussengliedes stand ja bisher der vielfach geforderten Auffassung desselben als recipirender Theil entgegen und gab die Veranlassung

zu der Meinung, dass wir es hier mit einem lediglich katoptrischen Apparat zu thun hätten. Dagegen sprachen wichtige Erwägungen für die receptorische Function des Aussengliedes: vor Allem die Anwesenheit offenbar dioptrischer Einrichtungen, wie Paraboloid und Oeltropfen, im Innenglied, oft nahe der Grenze gegen das Aussenglied. Die Annahme aber, dass jene Spiralen, die sich dann weiter über die ganze Sehzelle bis in ihren Fuss erstrecken, Neurofibrillen seien, bietet uns recipirende Elemente im Aussenglied dar, von derselben Art, wie sie sich auch in den Stäbchen der Sehzellen anderer Thiere finden.

„Wir dürfen und müssen voraussetzen, dass die Structur der Endorgane mit ihrer Function zusammenhängt; die Hoffnung aber, etwas der Art an den Stäbchen und Zapfen mit dem Mikroskop zu entdecken, nährt sich und wächst mit Recht an der Thatsache, dass, je genauer die Untersuchung und je schärfer die angewandten Vergrösserungen waren, um so feinere und merkwürdigere Details im Bau derselben entdeckt wurden." Diese Worte M. Schultze's (1871 a) möchte ich gleichsam als Motto über die kurzen Betrachtungen setzen, die sich beschäftigen sollen mit dem Verhältnis von Bau und Function der Stäbchen und Zapfen in Anbetracht der von mir geschilderten Verhältnisse.

M. Schultze (1866) hat, auf Grund der Vertheilung von Stäbchen und Zapfen im menschlichen Auge in Vergleich zu den Leistungen der verschiedenen Retinatheile und auf Grund des verschiedenartigen Vorkommens von Zapfen und Stäbchen bei licht- und bei dunkelliebenden Thieren, die Hypothese aufgestellt, dass die Zapfen der Sitz der Farbenreception seien, während den Stäbchen nur die Reception quantitativer Helligkeitsunterschiede zukomme. Diese Lehre hat vielen Beifall gefunden und ist zur Grundlage weiterer Speculationen gemacht worden. Vor Allem liegt es ja nahe, die Theorien der Farbenempfindung auf die anatomische Grundlage der Farbenreception auszudehnen. Die Young-Helmholtz'sche Theorie der Farbenempfindung nimmt an: „1. Es giebt im Auge 3 Arten von Nervenfasern. Reizung der ersten erregt die Empfindung des Roth, Reizung der zweiten die des Grün, Reizung der dritten die Empfindung des Violett. 2. Objectives homogenes Licht erregt diese 3 Arten von Fasern je nach seiner Wellenlänge in verschiedener Stärke" (Helmholtz 1896 p. 346). G. von Bunge (1901) macht,

darauf fussend, die Anwendung auf die Verhältnisse der Netzhaut: es „bleibt die Frage offen, ob es so viele verschiedene Zapfen giebt, als wir einfache Farbenempfindungen annehmen — etwa dreierlei, wie Helmholtz fordert — oder ob innerhalb eines jeden Zapfens verschiedene getrennte farbenrecipirende Elemente sich finden. Die Histologie giebt uns auf diese Fragen noch keine Antwort. Weder zeigen die neben einander stehenden Zapfen ein verschiedenes Aussehen, noch lassen sich im Bau des einzelnen Zapfens irgend welche Anordnungen entdecken, welche auf getrennte Perceptionselemente deuten".

Hier hätten wir nun getrennte Elemente in den Sehzellen gefunden; denn überall finden sich nach meinen Untersuchungen mehrere Neurofibrillen in den Aussengliedern, in dem Falle von *Thalassochelys* konnte ich allerdings nur zwei zählen (vielleicht ist das auf Rechnung des Wasserlebens bei diesem Thiere zu setzen), aber bei *Rana* konnte ich mit ziemlicher Sicherheit drei Fibrillen zählen, niemals nur eine, wie es Krause (1895) annimmt. Es ist eine ganz plausible Annahme, dass die verschiedenen Neurofibrillen eines Zapfens qualitativ verschiedene Reizbarkeit besitzen. Aber freilich ist es nichts als eine Hypothese: denn wir vermögen nicht einmal die motorischen und sensorischen Neurofibrillen zu unter-

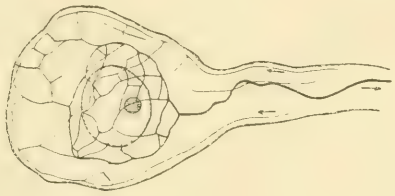


Fig. C.
Nach Apáthy (1897, tab. 28, fig. 7).

scheiden, geschweige denn sensorische von verschiedener Reizbarkeit. Eine weitere Bedingung wäre noch, dass diese Neurofibrillen gegen einander isolirt sind und isolirte Leitungen zum Centralorgan besitzen. Dass aber die in einer Nervenzelle oder dem Nervenfortsatz einer solchen neben einander verlaufenden Fibrillen getrennte Leitungsbahnen vorstellen, ist eine Annahme, die sich unschwer vertheidigen lässt. Durch die Untersuchungen Apáthy's (1897) haben wir u. A. das Verhalten der Nervenfibrillen in unipolaren Ganglienzellen kennen gelernt (Fig. C): die cellulipetalen und cellulifugalen

Neurofibrillen verlaufen in demselben Nervenfortsatz neben einander und gehen in der Zelle in ein oder zwei verbundene circumnucleäre Fibrillennetze ein, wodurch die Verbindung der beiden Bahnen bewirkt wird; diese Verbindung in der Zelle hätte gar keinen Sinn, wenn die im Fortzatz neben einander verlaufenden zu- und ableitenden Fibrillen nicht gegen einander isolirt sind.

Weiterhin ist aber auch eine gesonderte Weitergabe der verschiedenen Reize nothwendig — und damit erklärt sich uns vielleicht ein Unterschied zwischen den Stäbchen- und Zapfenzellen: die Zapfenfüsse endigen vitrad stets in einem Endbäumchen, so dass die einzelnen Neurofibrillen des Zapfens von einander getrennt sind und mit gesonderten Neurofibrillen des scleralen Fortsatzes der bipolaren Zelle in Connex stehen; bei den Stäbchen dagegen werden die verschiedenen Neurofibrillen, die im Stäbchen nachweisbar sind, in dem Endknopf des Stäbchenfusses zusammengefasst, so dass, selbst wenn sie qualitativ verschieden reizbar wären, doch diese Reize keine getrennte Fortleitung erführen, also keine verschiedenen Effecte auslösen könnten. Eine Ausnahme machen nach Ramon y Cajal (1894) die vitralen Enden der Stäbchen der Tagvögel, welche, im vielleicht bedeutsamen Gegensatz zu denen der Nachtvögel, mit einem Endbäumchen enden, und die ebenso endigenden Stäbchen der Frösche. Der anatomische Unterschied würde also mit dem von M. Schultze angenommenen functionellen Unterschied der beiden Retinaelemente aufs Beste übereinstimmen.

Wenn man für die Neurofibrillen in den Stäbchen ebenfalls qualitative Unterschiede der Reizbarkeit, also eine Abstimmung auf verschiedene Wellenlängen des Lichtes, annimmt, so wäre damit die unwahrscheinliche Consequenz von der doppelten Natur der Weisserregung, des durch die Stäbchen vermittelten Einfach-Weiss und des trichromatischen oder Dreifaser-Weiss der Zapfen (vgl. die Zusammenfassende Uebersicht von Tschermak 1902) umgangen, denn dann wäre auch das Weiss der Stäbchen ein Dreifaser-Weiss!

Aber noch eine andere Erwägung lässt sich an die besprochene Verschiedenheit der beiderlei Sehzellen knüpfen. Die in den Neurofibrillen der Stäbchen geleiteten Erregungen werden am vitralen Ende der Sehzelle im Endknöpfchen vereinigt und somit addirt, und wenn die Einzelerregungen gering sind, werden sie vereint doch noch die Reizschwelle der weiter leitenden bipolaren Zelle erreichen. In den Zapfen dagegen bleiben die Erregungen der einzelnen Neurofibrillen gesondert, und so kann es vorkommen, dass

sie nicht genügend stark sind, um weiter geleitet zu werden, während die bei einer Annahme von drei Neurofibrillen unter den gleichen Bedingungen dreifach so starke Erregung, die vom Stäbchen weiter gegeben wird, eine Weiterleitung erfährt. Ist jedoch die Erregung jeder einzelnen Neurofibrille so stark, dass sie für sich allein schon die Reizschwelle für den Uebergang auf die bipolare Zelle erreicht, so werden die von den Stäbchen geleiteten Erregungen mit dreifacher Stärke keinen Vortheil haben gegenüber den von den Zapfen geleiteten Erregungen, die zwar jede nur die einfache Stärke besitzen, aber in mehrfacher Zahl neben einander wirken.[1])

Nun zeigen bekannte Versuche (Zusammenstellung bei Tschermak 1902), dass bei sehr geringer Lichtmenge die centralen Theile der menschlichen Retina, welche nur Zapfen oder in der Nachbarschaft der Macula lutea wenigstens eine Ueberzahl von Zapfen enthalten, weniger lichtempfindlich sind als die peripheren Theile, welche eine Ueberzahl von Stäbchen enthalten; bei grösserer Helligkeit dagegen ist ein solcher Unterschied in der Reizbarkeit nicht zu constatiren. Die mir vorschwebende Erklärung liegt nach dem eben Gesagten auf der Hand: die geringe Lichtmenge vermag zwar die einzelnen Neurofibrillen noch zu reizen, sowohl die der Stäbchen als die der Zapfen; aber nur in den Stäbchenzellen wird durch die Addition der Erregungen der verschiedenen Neurofibrillen die Reizstärke erreicht, welche die Bedingung für die Weiterleitung des Reizes ist; bei den Zapfen erreicht die Erregung der gesonderten Fibrillen nicht die Reizschwelle für die Weiterleitung. Sobald aber die Lichtstärke so weit gestiegen ist, dass die Erregung jeder Einzelfibrille in den Zapfen jene Reizschwelle erreicht, so wird der 3fältige Reiz eines Zapfens dem dreimal so starken Reiz eines Stäbchens gleich kommen, ein Unterschied in der Endwirkung also nicht mehr vorhanden sein. — Auch der Unterschied der vitralen Enden der Stäbchenzellen der Vögel, die bei den Tagvögeln mit einem Endbäumchen, bei

1) Anmerkung bei der Correctur. Erst nachdem diese Arbeit abgeschlossen war, lernte ich die Mittheilung von A. Goldscheider: „Ueber die Neuronschwelle“ (in: Arch. Anat. Physiol. 1898, physiol. Abth., p. 148) kennen, in welcher der oben verwerthete Gedanke, dass für den Uebergang der Erregung von einem Neuron auf das nächste eine Mindeststärke der Erregung erforderlich sei, schon des nähern ausgeführt ist. Obige Darlegungen können vielleicht Goldscheider's Theorie noch weiter stützen.

Nachtvögeln mit einem Endknöpfchen endigen, wird durch solche Ueberlegungen unserm Verständniss näher gebracht.

Der Versuch, das Vorhandensein mehrerer receptorischer Endigungen in einem Stäbchen im Sinne der YOUNG-HELMHOLTZ'schen Theorie der Farbenempfindung zu erklären, ist nicht neu. Er ist zuerst gemacht von HENSEN (1865) für die Cephalopoden-Retina: HENSEN glaubte nachweisen zu können, dass hier ein und dasselbe Stäbchen mindestens zwei verschiedenartige Nervenenden erhält und dass damit sich zum ersten Male ein Einblick in den anatomischen Mechanismus der Farbenreception thun lasse; es wären demnach bei den Cephalopoden mindestens diejenigen Bedingungen verwirklicht, welche die YOUNG-HELMHOLTZ'sche Hypothese für die Rothblinden verlangt, nämlich zwei verschiedene Endapparate. Später glaubte HENSEN (1867) auch in den Stäbchen der Wirbelthierretina (beim Frosch) einen Axenfaden gefunden zu haben, der aus drei Einzelfäden zusammengesetzt ist, und weist auch hier auf die Möglichkeit der Erzeugung von Farbenempfindung hin, wenn, wie bei den Cephalopoden, die einzelnen Fäden des Centralfadens von differenter Matrix entspringen, also verschieden differenzirt sind. Leider haben spätere Untersuchungen die anatomischen Grundlagen in beiden Fällen nicht bestätigen können. — Auch KRAUSE (1895) nimmt auf die HENSEN'schen Ausführungen Bezug bei seiner Darlegung über die Spiralfasern im Aussengliede der Froschstäbchen.

Es kann nicht fehlen, dass diese meine Ausführungen dem Misstrauen begegnen werden, das man neuen Behauptungen um so mehr entgegenbringt, je mehr der Gegenstand, auf den sie sich beziehen, schon untersucht und mit Theorien umkleidet worden ist. Dieses Misstrauen ist berechtigt: denn es ist die Bürgschaft für einen gesunden Fortschritt der Wissenschaft; ich hoffe, dass es in meinem Falle zu recht vielen und recht fruchtbaren Nachuntersuchungen führen möge. Leider muss ich zugestehen, dass ich manche Lücke in den Beobachtungen durch Hypothesen überbrücken musste; aber ich habe mich bemüht, überall gewissenhaft anzugeben, wie weit die Beobachtung reicht und was Vermuthung ist. Andrerseits aber sehe ich durch meine Befunde Postulate erfüllt, die auf der einen Seite von vergleichend anatomischen, auf der andern von physiologischen Gesichtspunkten aus gestellt werden mussten, und Thatsachen beleuchtet, deren Erklärung nicht von Anfang an gesucht worden war; das wird, so denke ich, das Gewicht dieser Ausführungen mehren.

Was mir nicht gelungen ist: die Darstellung der Structuren durch eine elective Färbung, das wird vielleicht einem andern

glücken. Dann hat diese Arbeit mindestens das Verdienst, die Forschung in dieser Richtung neu anzueifern. Dass uns auf diesem Gebiete die weitere Untersuchung noch wichtige Aufklärungen verspricht und dass es hier gerade gelingen wird, den Zusammenhang von anatomischem Bau und physiologischer Leistung bis ins Einzelne nachzuweisen, daran hege ich keinen Zweifel.

Tübingen, im August 1903.

Literaturverzeichniss.

Apáthy, St. (1897), Das leitende Element des Nervensystems, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 12, p. 495—748.

Bernard, H. M. (1900—1902), Studies in the Retina I—V, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), V. 43, p. 23—47, V. 44, p. 443—468, V. 46, p. 25—75.

Bidder, F. (1839), Zur Anatomie der Retina, insbesondere zur Würdigung der stabförmigen Körper in derselben, in: Arch. Anat. Physiol., p. 371—385.

Böhm, A. und M. v. Davidoff (1903), Lehrbuch der Histologie des Menschen, 3. Aufl.

Borysiekiewicz, M. (1887), Untersuchungen über den feinern Bau der Netzhaut.

— (1894), Weitere Untersuchungen über den feinern Bau der Netzhaut.

Brücke, E. (1844), Ueber die physiologische Bedeutung der stabförmigen Körper und der Zwillingszapfen in den Augen der Wirbelthiere, in: Arch. Anat. Physiol., p. 444—451.

von Bunge, G. (1901), Lehrbuch der Physiologie des Menschen, V. 1.

Bütschli, O. (1903), Discussion zu dem Vortrag von Hesse, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 13. Vers. (Würzburg), p. 41.

Claus, C. (1891), Lehrbuch der Zoologie, 5. Aufl.

Dogiel, A. (1883), Die Netzhaut der Ganoiden, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 22, p. 419—472.

— (1884), Ueber die Retina des Menschen, in: Internat. Mon.-Schr. Anat. Physiol., V. 1, p. 143—193.

v. Ebner, V. (1902), A. Kölliker's Handbuch der Gewebelehre, 6. Aufl., V. 3, Abth. 2.

Embden, G. (1901), Primitivfibrillenverlauf in der Netzhaut, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 57, p. 570—583.

Gegenbaur, C. (1898), Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, V. 1.

— (1899), Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 7. Aufl., V. 2.

Greeff, R. (1900), Die mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut, in: Graefe-Saemisch, Handb. Augenheilkunde, 2. Aufl., V. 1.

Hannover, A. (1840), Ueber die Netzhaut und ihre Gehirnsubstanz bei Wirbelthieren, mit Ausnahme des Menschen, in: Arch. Anat. Physiol., p. 320—345.

— (1876), La rétine de l'homme et des vertébrés.

Helmholtz, H. (1896), Handbuch der physiologischen Optik, 2. Aufl.

Henle, J. (1839), Anmerkung zu einem Aufsatze von R. Remak, in: Arch. Anat. Physiol., p. 170—175.

Hensen, V. (1865), Ueber das Auge einiger Cephalopoden, in: Z. wiss. Zool., V. 15, p. 155—242.

— (1867), Ueber das Sehen in der Fovea centralis, in: Arch. pathol. Anat., V, 39, p. 475—492.

Hesse, R. (1901), Referat über R. Greeff, Die mikrosk. Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut, in: Zool. Ctrbl., V. 8, p. 121—123.

— (1902), Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niedern Thieren, VIII, in: Z. wiss. Zool., V. 72, p. 565—656.

— (1903), Ueber den Bau der Stäbchen und Zapfen der Wirbelthiere, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 13. Vers. (Würzburg), p. 33—41.

Hoffmann, C. K. (1876—1877), Zur Anatomie der Retina, in: Niederl. Arch. Zool., V. 3, p. 1—45 u. 217—233.

Johnson, G. L. (1895 f.), Beobachtungen an der Macula lutea, in: Arch. Augenheilkunde, V. 32, p. 65—75; V. 33, p. 337—344; V. 35, p. 171—183.

Kölliker, A. und H. Müller (1852), Zur Anatomie und Physiologie der Retina, in: Verh. med.-phys. Ges. Würzburg, V. 3, p. 316—340.

Krause, W. (1884), Die Retina I, in: Internat. Mon.-Schr. Anat. Physiol., V. 1, p. 225—254.

— (1892), Die Retina II u. III, ibid., V. 9, p. 150—236.

— (1895), Die Retina, Nachträge, ibid., V. 12, p. 176—186.

Kuhnt, H. (1877), Zur Kenntniss des Pigmentepithels, in: Ctrbl. med. Wiss., p. 337.

Landolt, E. (1871), Beitrag zur Anatomie der Retina vom Frosch, Salamander und Triton, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 7, p. 81—100.

Leydig, F. (1855), Zum feinern Bau der Arthropoden, in: Arch. Anat. Physiol., p. 376—480.

— (1864), Vom Bau des thierischen Körpers.

Merkel, F. (1870), Zur Kenntniss der Stäbchenschicht der Retina, in Arch. Anat. Physiol., p. 642—659.

Merkel, F. (1892), Referat über Sinnesorgane, in: Ergebn. Anat. Entw., V. 1, p. 233—255.

Michaelis, G. A. (1837), Referat über M.'s Arbeit nach dem Manuscript, in: Arch. Anat. Physiol., p. 12.

Müller, H. (1856), Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Retina des Menschen und der Wirbelthiere, in: Z. wiss. Zool., V. 8, p. 1—122.

— (1862), Ueber das Auge des Chamaeleon mit vergleichenden Bemerkungen, in: Würzburg. nat. Z., V. 3, p. 10—42.

Müller, W. (1874), Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere, in: Beitr. Anat. Physiol., als Festgabe Carl Ludwig gewidmet, V. 2.

Norris, W. F. and J. Wallace (1894), A contribution to the anatomy of the human retina with a special consideration of the terminal loops of the rods and cones, in: Univ. med. Mag. Philadelphia, V. 6, p. 353—358.

Ramon y Cajal, S. (1894), Die Retina der Wirbelthiere, übersetzt von R. Greeff.

Rauber, A. (1903), Lehrbuch der Anatomie des Menschen, 6. Aufl.

Ritter, C. (1891 a), Zur Histologie der Zapfen der Fischretina, in: Internat. Mon.-Schr. Anat. Physiol., V. 8, p. 128—134.

— (1891 b), Studien über die Stäbchenschicht der Vögel, ibid., V. 8, p. 241—249.

Schneider, K. C. (1902), Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Thiere.

Schultze, M. (1866), Zur Anatomie und Physiologie der Retina, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 2, p. 175—286.

— (1867), Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina, ibid., V. 3, p. 215—248.

— (1871 a), Die Retina, in: S. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, p. 977—1034.

— (1871 b), Neue Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Retina, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 7, p. 244—259.

Schwalbe, G. (1874), Mikroskopische Anatomie der Sehnerven, der Netzhaut und des Glaskörpers, in: Graefe-Saemisch, Handb. der gesammten Augenheilkunde, 1. Aufl., V. 1, p. 321—479.

— (1887), Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane.

Szymonowicz, L. (1901), Lehrbuch der Histologie.

Sobotta, J. (1902), Atlas und Grundriss der Histologie des Menschen.

Stöhr, Ph. (1901), Lehrbuch der Histologie, 9. Aufl.

Treviranus, G. R. (1836), Beiträge zur Aufklärung der Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens, V. 1.

Tschermak, A. (1902), Die Hell-Dunkeladaptation des Auges und die Function der Stäbchen und Zapfen, in: Ergebn. Physiol., Jg. 1.

Virchow, H. (1901 a), Ueber die Netzhaut von Hatteria in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, p. 42—62.

— (1901 b), Ueber die Netzhaut von Hatteria punctata, in: Verh. physiol. Ges. Berlin, Jg. 1900—1901, No. 6—10.

Wiedersheim, R. (1898), Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere.

Zenker, W. (1867), Versuch einer Theorie der Farbenperception, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 3, p. 249—262.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen.

Agl Aussenglied	*Lim* Membrana limitans externa
Igl Innenglied	*Par* Paraboloid

Alle Figuren sind mit 1000facher Vergrösserung gezeichnet.

Tafel 25.

Fig. 1—8. *Chondrostoma nasus.*

Fig. 1. Theile von Stäbchen; *a* und *b* Grenze von Innen- und Aussenglied; *c* und *d* sclerales Ende des Innenglieds. *a* zeigt den Uebergang der Spiralfibrillen des Aussenglieds auf das Innenglied, *b* und *d* die Fortsetzung dieser Fibrillen in den fadenförmigen Theil des Innenglieds.

Fig. 2. Kern und Endknöpfchen eines Stäbchens; der fadenförmige Zellkörper zieht über den Kern hinweg.

Fig. 3. Theile von Zapfen-Aussengliedern mit Spiralfibrillen.

Fig. 4. Innenglieder von Zapfen mit Andeutung von Spiralfibrillen.

Fig. 5. Vitraler Theil eines Zapfen-Innenglieds mit dem Kern; über letztern ziehen Fibrillen hin.

Fig. 6. Aussenglied und scleraler Theil des Innenglieds eines Zapfens mit deutlicher Hülle und Längsstreifung.

Fig. 7. Querschnitte durch Zapfeninnenglieder, die Querschnitte der an der Zellmembran anliegenden Faserbildungen zeigend; bei *b* und *c* nahe dem scleralen Ende des Innenglieds ein kernähnlich aussehender Körper.

Fig. 8 Schematischer Schnitt durch die Sehzellenschicht der Retina und das Pigmentepithel; der Zapfen links zeigt nur die Längsstreifung, der Zapfen rechts nur den Verlauf der Spiralfibrillen.

Fig. 9—13. Selachier.

Fig. 9. Aussenglied und Stück vom Innenglied eines Stäbchens von *Torpedo marmorata*.

Fig. 10. Innenglied eines Stäbchens von *Torpedo marmorata*, mit Längsstreifung und Spiralfibrille.

Fig. 11. Scleraler Theil des Innenglieds eines Stäbchens von *Acanthias vulgaris*, mit Spiralfibrillen.

Fig. 12. Stäbchen von *Scyllium canicula*, mit Fibrillenspirale im Innenglied.

Fig. 13. Querschnitte durch das Innenglied eines Stäbchens von *Scyllium canicula*, die Querschnitte der Längsfaserbildungen zeigend.

Fig. 14—20. *Rana esculenta*.

Fig. 14. 2 Stäbchen, das linke oberflächlich getroffen, mit Längsstreifung auf Innen- und Aussenglied.

Fig. 15. Stück vom Aussenglied eines Stäbchens, mit Längsstreifung und Plättchenstructur.

Fig. 16. Querschnitte durch ein Stäbchen: a) nahe der Limitans, b) durch das „Ellipsoid", c) durch das Aussenglied, bei * ist die Membran der Grundsubstanz nicht ganz anliegend.

Fig. 17. Grenze von Innen- und Aussenglied bei einem grünen Stäbchen; im Innenglied Spuren von Spiralfibrillen.

Fig. 18. 2 Zapfen; Aussenglied mit deutlicher Fibrillenspirale; über dem Oeltropfen des Innenglieds sind die Fortsetzungen der Fibrillen sichtbar.

Fig. 19. Zapfen ohne Oeltropfen; über dem Paraboloid sind Spiralfibrillen sichtbar.

Fig. 20 a—c. 3 Zapfen mit spiralig verlaufenden Fibrillen am stielförmigen vitralen Theil des Innenglieds.

Fig. 21. *Salamandra maculosa*.

Fig. 21. Aussenglied und Theil des Innenglieds von einem Zapfen; in ersterm Spiralfibrillen.

Fig. 22—29. *Thalassochelys corticata*.

Fig. 22 a—c. Innenglieder von Zapfen mit verschieden gestalteten grossen Paraboloiden.

Fig. 23 a—d. Kleine Paraboloide von Zapfen; in a) Spuren von Spiralfibrillen am Innenglied.

Fig. 24. 2 Zapfen mit gekreuzten Zapfenfüssen.

Fig. 25 a und b. Innen- und Aussenglied von Zapfen: die Längsstreifung der erstern setzt sich auf der letztern fort.

Fig. 26 a—e. Querschnitte durch Zapfen: a) die Limitans ist in dem Schnitt einbegriffen; die 3 Conturen 1—3 bedeuten 1 die Zapfenperipherie, 2 den Rand des Loches in der Limitans, 3 die Umgrenzung des Kerns; b) dicht unter der Limitans; in der Mitte ist der Kern noch getroffen; die kurzen radiären Streifen in a) und b) sind die umgebognen Enden der Längsstreifen des Zapfens; c) durch die Paraboloide, d) und e) durch den scleralen Abschnitt („Ellipsoid") des Zapfen-Innenglieds, e) durch einen Doppelzapfen.

Fig. 27. Zapfen mit (aus einander gezogener) Fibrillenspirale im Aussenglied.

Fig. 28. Schlanker Zapfenfuss mit Spiralstructur.

Fig. 29. 2 sanduhrförmige Zapfenfüsse.

Fig. 30 und 31. *Testudo graeca.*

Fig. 30. Zapfen mit Andeutung der Spiralfibrillen und der Längsstreifung am Innenglied.

Fig. 31. Zapfen mit Andeutung der Spiralfibrillen in der Gegend des Paraboloids.

Fig. 32. *Ascalabotes mauretanicus.*

Fig. 32. Stäbchen mit deutlichen Fibrillenspiralen im Aussenglied.

Fig. 33—38. *Chamaeleo vulgaris.*

Fig. 33. Innenglied eines Zapfens mit Paraboloid.

Fig. 34. Innenglied eines Zapfens mit Paraboloid vitrad von Kern und Limitans.

Fig. 35 a und b. Vitrales Ende des Innenglieds eines Zapfens, a) bei tieferer, b) bei hoher Einstellung, die bis zur Limitans reichende Längsstreifung zeigend.

Fig. 36. Innenglied eines Zapfens mit deutlicher Längsstreifung.

Fig. 37 a—c. Innenglieder von Zapfen mit Spiralfibrillen.

Fig. 38. Innenglied eines Zapfens mit Spiralfibrillen (auch die Fibrillen der Gegenseite scheinen durch).

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Ueber die Entwicklung von Gyrodactylus elegans v. Nrdm.

Von

L. Kathariner in Freiburg (Schweiz).

Hierzu Taf. 26–28 und 10 Abbildungen im Text.

Bis in die jüngste Zeit war von den ersten Entwicklungsvorgängen bei den Trematoden so gut wie nichts bekannt. Was speciell die Monogenea angeht, so hatten zwar Wagener (1860) am Ei von *Gyrodactylus* und Zeller (1872) an dem von *Polystomum* schon Einiges beobachtet, aber zu einer Zeit, wo weder der Stand der mikroskopischen Technik noch der des Wissens von den allgemeinen biologischen Vorgängen der Eireife, Befruchtung etc. eine tiefere Einsicht und richtige Deutung des Befundes erlaubten.

Nun sind fast gleichzeitig zwei unabhängig von einander entstandene Arbeiten, von Halkin (1901) und Goldschmidt (1902), erschienen, welche die ersten Entwicklungsvorgänge eines monogenetischen Trematoden, des *Polystomum integerrimum* Rud., eingehend behandeln; beiden Autoren ist es gelungen, dieselben mehr oder weniger im Zusammenhang zu verfolgen; obgleich beide Untersuchungen in manchen Punkten sich gegenseitig in wünschenswerther Weise ergänzen, stimmen sie andrerseits in wesentlichen Details nicht mit einander überein, was bei der Schwierigkeit des Objects nicht weiter verwunderlich ist.

Eine dritte hierher gehörige Mittheilung ist inzwischen von Henneguy (1902) über die Eireife von *Distomum hepaticum* L. erschienen, allein abgesehen davon, dass sie einen digenetischen Trematoden betrifft, bietet sie so wenig positive Resultate, dass sie

weder unsere Kenntnisse erheblich erweitert, noch die Differenzpunkte zu beseitigen vermag, welche Halkin's und Goldschmidt's Arbeiten zeigen. Eine vierte Abhandlung, und zwar über das Ei von *Gyrodactylus*, von Janicki (1903) gehört der allerjüngsten Zeit an.

Als ich vorliegende Untersuchung vor längerer Zeit in Angriff nahm, geschah dies in Verfolgung meines s. Z. (1893) ausgesprochenen Vorsatzes, die Embryonalentwicklung von *Gyrodactylus* zum Gegenstand einer zweiten Abhandlung zu machen. Obzwar mir dabei vor allem die Lösung der alten Frage nach dem Ursprung der in dem grössten Embryo eingeschachtelten kleineren als Ziel vorstand, so zogen während der Untersuchung doch auch die ersten am Ei sich abspielenden Vorgänge, der Eireife und Befruchtung, meine Aufmerksamkeit in hohem Maase auf sich.

Biologisches.

Gyrodactylus findet sich als Ektoparasit an Fischen der verschiedensten Arten und unter den mannigfachsten Verhältnissen; wie ich früher (Kathariner 1899) mittheilte, konnte ich ihn ausser an Fischen des Süsswassers auch an solchen der offenen See und warmer Mineralquellen nachweisen. Man findet häufig die Kiemen als Sitz desselben angegeben, aber ich traf ihn nur in seltenen Fällen daselbst, meistens nur auf der Haut des Körpers und der Flossen. Diese konnte mit vielen Hunderten des Schmarotzers besetzt sein, während die Kiemen ganz frei von ihm waren. Auf Goldfischen kam er wiederholt zusammen mit dem von Moroff (in: Zool. Anz. V. 26. p. 5) beschriebenen Infusorium *Chilodon cyprini* vor, das auch auf ihn selbst überging und ihm so fest anhaftete, dass es sich auch bei der Conservirung nicht loslöste.

Einmal (März 1902) fand ich zahlreiche, noch recht lebhafte Gyrodactylen frei im Schlamm eines mit inficirten Fischen besetzten Aquariums, so dass es wohl möglich erscheint, dass die beim Scheuern am Grunde abgestreiften Parasiten sich bei Gelegenheit auf andere, bis dahin freie Thiere von hier aus verbreiten. Es hat das ein gewisses praktisches Interesse, da *Gyrodactylus* als gefährlicher Feind der oft recht kostbaren Aquarienfische gilt. Die Liebhaber der letztern wenigstens sind von dieser seiner Eigenschaft überzeugt und wenden besondere Mittel, wie das von P. Nitsche erfundene „Gyrodactylin", gegen ihn an. Dass er, in Menge vorhanden, das von ihm besetzte Thier entkräften und schliesslich zu Grunde richten kann, erscheint plausibel, wenn man seinen Darm oft mit zahlreichen

Blutkörperchen gefüllt sieht. Zur Blutentziehung ist *Gyrodactylus elegans* v. Nordm. trefflich ausgerüstet durch den Besitz der 8 Pharyngealkegel, die, zusammengelegt, eine Waffe bilden, um die Epidermis des Wirthes zu durchstossen und dann, ausgebreitet, ihn in der gesetzten Wunde verankern.

Der gewöhnliche Modus der Uebertragung wird allerdings die directe Ueberwanderung von Fisch zu Fisch sein.

Im Frühjahre 1900 fand ich eine Anzahl Ellritzen, die am Grunde einer kleinen Quelle überwintert hatten, alle dicht mit dem Schmarotzer besetzt.

Untersuchungsmethode.

Gyrodactylus ist in mehrfacher Hinsicht kein bequemes Object für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen: Jedes Thier enthält höchstens ein in Entwicklung begriffenes Ei, und man kann mitunter Hunderte von Thieren durchsuchen, ohne ein einziges mit einem solchen oder mit einem im gewünschten Stadium anzutreffen. Ich machte dabei die Beobachtung, dass die Parasiten eines Fisches eine gewisse Gleichförmigkeit in Bezug auf die Trächtigkeit erkennen lassen. In günstigen Fällen findet man so die Mehrzahl derselben mit einem Ei bezw. einem frühen Embryonalstadium, in andern freilich wieder fast alle nur mit ältern Embryonen. Zur relativen Seltenheit früher Entwicklungszustände kommt noch ausser der Kleinheit des Eies wie des ganzen Thieres der Umstand, dass die Lagerung des erstern im Uterus keinen Anhalt für die Bestimmung seines Entwicklungszustandes gewährt, weil die Beziehungen des einzigen Eies zu andern, die als ältere oder jüngere leicht erkennbar wären, naturgemäss fehlen.

Abgesehen von einzelnen Fällen, wo für kurze Zeit die Entwicklung am lebenden Thier verfolgt werden konnte, wurden conservirte Thiere herangezogen, deren dünne Körperwand bei Lagerung auf die Bauch- oder Rückenfläche eine Untersuchung des im Uterus gelegenen Eies in toto gestattet. Als erschwerenden Umstand, den ich nur durch intensive künstliche Beleuchtung zum Theil überwinden konnte, lernte ich dabei die starke Färbbarkeit des Dotters mit den üblichen Kernfärbemitteln kennen. Zahlreiche Eier wurden, im Elternthier liegend, in 3—5 μ dicke Serienschnitte zerlegt, für die sich die Heidenhain'sche Eisenhämatoxylin-Färbung als die beste erwies, auch hierbei färbte sich der Dotter noch tief blau, aber ohne

dass dies das scharfe Hervortreten der kohlschwarz erscheinenden chromatischen Substanzen beeinträchtigt hätte. Die Richtung der Schnitte war bei der nicht vorher zu bestimmenden Lage des Eies durchaus vom Zufall abhängig.

Als Fixirungsmittel bewährte sich unter vielen versuchten am besten concentrirte wässrige, 35° C. warme Sublimatlösung bei einer Einwirkungsdauer von 15 Minuten und darauf folgendem Auswaschen in steigendem Alkohol.

I. Eireife und Befruchtung.

Zunächst möge eine Uebersicht gegeben sein über das, was Wagener (1860) am lebenden Ei beobachtete.

Das im Anfangstheil des Eileiters, im Ootyp, gelegene Ei enthält ein bläschenförmiges Gebilde, das Keimbläschen, darin den scharf umgrenzten Keimfleck, in letzterm findet man zuweilen eine helle Stelle. Zunächst wird nun der Umriss des Keimfleckes undeutlich, und der Fleck in seinem Innern verschwindet. Durch die Masse des sich auflösenden Keimfleckes wird der vorher helle Inhalt des Keimbläschens getrübt. Einmal beobachtete nun Wagener den Durchtritt eines solchen Eies durch den engen Canal, der in den nächsten Abschnitt des Oviducts, in den Uterus, hinüberführt, und vergleicht ihn mit dem Durchfliessen einer zähen Masse. An der Oeffnung auf der in den Uterus hineinragenden Papille quoll ein allmählich sich vergrössernder Dotterpropf hervor. Das Keimbläschen nahm unter dem Druck, welcher auf den noch im Ootyp befindlichen Theil des Eies wirkte, alle möglichen Formen an. „Plötzlich barst es und das Ei stürzte in den Uterus.“ Das Ei lag dann im Uterus als eine grosse, dunkel opalisirende Kugel. Vor Eintritt der Furchung ging es zu Grunde.

Während Wagener die geschilderten Veränderungen auf eine stattgehabte Befruchtung bezieht, ist es wohl zweifellos, dass es sich um die Vorbereitung zu dem damals noch unbekannten Reifeprocess handelte, bezw. das Platzen des Keimbläschens am Schlusse einem abnormalen Zufall zuzuschreiben ist.

Eigene Beobachtungen. Das Ei.

Das im Ootyp liegende Ei passt sich diesem in der Form an, ist dem entsprechend von ovalem Umriss und mit dem grössten Durchmesser quer zur Längsaxe des Mutterthieres gelagert. Da es keine

Schaale besitzt, ändert sich seine Gestalt unter den Druckeinwirkungen, die es von der Wand des Ootyps bei den Bewegungen des ausserordentlich biegsamen und contractilen Mutterthieres erleidet, fortwährend. Im elastischen Ruhezustand, den es im weiten, durch eine Flüssigkeit gefüllten und ausgedehnten Uterus annimmt, ist es kugelrund. Sein Durchmesser beträgt dann 16—24 μ,[1]) der des Keimbläschens 9—13 μ, des Keimfleckes 4—5 μ. Dass mitunter recht kleine Eier vorkommen, namentlich bei geringer Grösse der Mutter, von nur $^1/_3$ der normalen Durchschnittsgrösse, erwähnt schon Wagener.

Die Eizelle ist nackt, ohne Dotterhaut, auch nicht von einer Anzahl Dotterzellen umlagert und einer Schale umschlossen wie die anderer Trematoden. Berücksichtigt man, dass die Entwicklung des Embryos im Uterus verläuft, der nur durch eine dünne Wand gegen die ihn auf der ganzen Länge beiderseits begleitenden Darmschenkel begrenzt ist, in einer Lage also, welche der fortwährenden Ernährung seitens der Mutter möglichst günstig ist, so versteht man das Fehlen besonderer Dotterzellen.

Trotzdem ist auch das Ei von *Gyrodactylus* ursprünglich ein zusammengesetztes. Vergleicht man das Ei im Ootyp kurz vor seinem Uebertritt in den Uterus oder das bereits im Uterus liegende mit einem noch im Ootyp befindlichen, jüngern Ei, so fällt sofort ein Grössenunterschied zwischen beiden auf, der um so erheblicher ist, je weiter die Eier im Alter differiren. Zu der bereits in dem Eileiter liegenden Eizelle treten nämlich noch weitere Eizellen hinzu, um unter Auflösung ihres Kernes mit jener zu verschmelzen, deren Dottermasse vergrössernd (Fig. 1).

Die Vergrösserung der Eizelle durch Anlagerung weiterer an die zur Entwicklung gelangende kann sich auch noch fortsetzen, wenn jene bereits in den Uterus übergetreten ist. Man findet dann häufig im Ootyp noch einzelne Zellen, von denen eine von mir beobachtet wurde, als sie gerade durch die enge Oeffnung der Papille in den Uterus hinübertrat, während das in diesem befindliche Ei eben die zweite Reifetheilung vollendet hatte. Auch findet man häufig kleinere Zellen lose an der Wand des Uterus liegen. Richtungskörperchen können es, abgesehen davon, dass sie neben diesen da sind, ihrer Zahl und Grösse nach nicht sein; eben so wenig gehören

1) Janicki giebt den Durchmesser auf 44 μ an, was mich vermuthen lässt, dass er eine andere Art vor sich hatte.

sie der Wand des Uterus an, und es bleibt keine andere Annahme übrig, als sie als abortirende Eizellen aufzufassen, die durch ihren Zerfall dem Ei Nährmaterial zuführen. Was Wagener als „bläschenförmigen Uterusbelag" in fig. 12 seiner Arbeit abbildet, glaube ich ebenso deuten zu dürfen. Theoretisch interessant ist dieses Wachsthum des Eies deshalb, weil hier über die primäre Gleichwerthigkeit der beiderlei Zellen kein Zweifel sein kann. Es wird die Auffassung der Dotterzellen und der Dotterstöcke anderer Trematoden als abortiver Eier bezw. modificirter Eierstöcke (A. Lang) durch den Befund bei *Gyrodactylus* als richtig bestätigt. *Gyrodactylus* ist eine Form, bei der die Differenzirung nicht so weit wie bei den andern Trematoden gediehen ist, wie ja auch die „Dotterstöcke" hier nur Theile des Ovariums sind, mit dem sie breit zusammenhängen. Die mitunter ausserordentliche Verschiedenheit in der Grösse der Eier, die sich nicht immer aus der verschiedenen Grösse der Mutterthiere erklären lässt, würde dann auch mitunter auf die wechselnde Zahl der „Dotterzellen" zurückzuführen sein.

Der Dotter des lebenden Eies erscheint stark lichtbrechend, leicht opalisirend, der Kern als wasserhelles Bläschen, das Kernkörperchen opak. Beim conservirten Ei ist der Dotter gleichmässig feinkörnig; während der Reifungstheilungen ist er in einem einer Kugelcalotte entsprechenden Bereich intensiv färbbar, was auf seine Verdichtung daselbst hinweist (Fig. 5, 9). Bei mehreren Eiern sah ich in dieser verdichteten Dotterpartie eine Anzahl eingedrungener Spermaköpfe, die offenbar in ihr stecken geblieben waren, nach innen davon das eingedrungene Spermatozoon (Fig. 9). Ob in der Dotterverdichtung eine Schutzvorkehrung des membranlosen Eies gegen polysperme Befruchtung zu erblicken ist, die durch das erste eingedrungene Spermatozoon veranlasst wird, wage ich nicht zu entscheiden. In dem in Fig. 5 abgebildeten Schnitt liegt das Spermatozoon (*s*) ziemlich entfernt von der Partie verdichteten Dotters, während man in derselben auf einem andern Schnitt desselben Präparats zahlreiche Spermatozoenköpfe stecken sieht. Dass zwei polständig einander gegenüber liegende Calotten einen Anhalt für die Unterscheidung des in der ersten Furchungstheilung begriffenen Eies von dem in der Reifetheilung befindlichen bieten sollen, wie Halkin für *Polystomum* angiebt, vermochte ich nicht zu bestätigen: ich fand immer nur eine und zwar nur im Stadium des Reifungsprocesses.

Die Kernmembran umschliesst einen feinwabigen Inhalt nebst

einem runden, excentrisch gelegenen Kernkörperchen, das sich sehr intensiv färbt und bei ältern Eiern eine grössere sowie mehrere kleine Vacuolen enthält (Fig. 2). An mit Eisenhämatoxylin gefärbten Schnitten von unreifen Eiern vermochte ich keinerlei chromatische Substanz im Kernnetz zu entdecken und bin daher der Ansicht, dass sie im Nucleolus allein localisirt ist. Dieselbe Meinung vertritt auch Goldschmidt für *Polystomum*, Hartmann (1902) für *Asterias glacialis*, während nach Halkin bei *Polystomum* und nach Janicki bei *Gyrodactylus* das Chromatin in Form feiner Körnchen im Kernraum vertheilt sein soll. Den Nucleolus hält Halkin für achromatisch.

Eireife.

Das Kernkörperchen löst sich, wie Wagener treffend vergleicht, gleich einem in Wasser gelegten Schneeball allmählich auf (Fig. 3), es quillt gewissermaassen und nimmt, indem es seine scharfe Begrenzung verliert, den grössten Theil des Binnenraumes des Keimbläschens ein; dabei wird seine Zusammensetzung aus einer schwächer färbbaren Grundsubstanz und darin suspendirten dunkler gefärbten Körnern offenbar (Fig. 4). Die Vacuolen sind indess verschwunden. Vielleicht ist ihr Auftreten das Zeichen einer Flüssigkeitsaufnahme in den Nucleolus als erste Vorbereitung zu seiner Auflösung. Am Schluss erscheint das vorher helle Keimbläschen getrübt durch die in ihm vertheilten Bestandtheile des Keimfleckes.

Ist nun der an das Ootyp sich anschliessende Theil des Eileiters, des Uterus, in Folge der Geburt des darin herangewachsenen jungen Thieres zur Aufnahme des Eies geeignet — er zieht sich nach derselben auf etwa $^1/_3$ der grössten Ausdehnung zusammen und ist mit klarer Flüssigkeit erfüllt —, so beginnt der Uebertritt des Eies in ihn. Bei der Enge des Durchganges und der Grösse des Eies hat dieses ersichtlich grosse Schwierigkeiten zu überwinden. Da es keine Hülle besitzt, so tritt es nicht in toto durch, sondern, wie schon Wagener sah, zunächst in Form eines in das Uteruslumen ragenden Dotterpfropfes, der sich durch allmähliches Nachrücken der übrigen Eimasse stetig vergrössert. Das Platzen des Keimbläschens vor dem Durchgang, das Wagener einmal beobachtete, halte ich für einen durch die abnormen Verhältnisse während der Beobachtung bedingten Zufall. Thatsächlich ging ja auch das betreffende Ei bald darauf zu Grunde. Nach Janicki treibt der Kern pseudopodienartige Fortsätze in das Cytoplasma, eine Beobachtung,

die ich bestätigen kann. Von den nun im Uterus bis zum Beginn der Furchung sich abspielenden Vorgängen sah Wagener entsprechend den Hülfsmitteln der damaligen Zeit nichts.

Bei manchen Eiern, die eben erst in den Uterus übergetreten sein mussten, wie aus der noch klaffenden Eingangsöffnung zu schliessen war, hatte das Keimbläschen noch eine scharfe Umgrenzung. In der Regel aber war es völlig verschwunden und sein Inhalt in das Protoplasma übergetreten. Wie die Reifespindel entsteht, wie vor allem die Chromosomen derselben aus den feinen Körnchen, in die das Chromatin sich aufgelöst hatte, sich reconstituiren, habe ich nicht beobachten können. Ich sah nur die ausgebildete Richtungsspindel.

Trotzdem will ich kurz auf das eingehen, was Halkin und Goldschmidt über die Entstehung der Chromosomen bei *Polystomum* berichten, da sie in diesem Punkt durchaus nicht übereinstimmen und die Verhältnisse bei *Gyrodactylus* immerhin einen Analogieschluss zuzulassen scheinen.

Nach Halkin ist das Chromatin des unreifen Eies in zahlreichen, verschieden grossen Körperchen auf dem Kerngerüst vertheilt, das Kernkörperchen achromatisch. Indem die Spindel sich ausbildet, schwindet die Membran des Keimbläschens, und die Chromatinkörner liegen, in Form und Grösse verschieden, frei im Plasma. Wie die 10 unter sich gleich grossen Chromosomen daraus entstehen, vermag H. nicht anzugeben. Der Nucleolus soll bisweilen noch vorhanden sein, wenn schon Chromosomen ausgebildet sind, dann aber rapid verschwinden; meist ist er schon vorher unsichtbar geworden. Ein Vergleich des in fig. 9 von Halkin abgebildeten Nucleolus mit dem im intacten Keimbläschen (fig. 1, 2, 5) lässt ihn aber so stark verkleinert erscheinen, dass die Vermuthung nahe liegt, er sei zum Theil zum Aufbau der Chromosomen verwendet worden.

Es verdient diese Annahme um so mehr Beachtung, als nach Goldschmidt der Nucleolus, und zwar dieser allein, das Chromatin des Keimbläschens enthält. Nach diesem Autor verändert er sich frühzeitig und zerfällt, so wie es auch bei *Gyrodactylus* der Fall ist. Nun glaubt aber Goldschmidt weiter, dass sich an die Auflösung des Keimfleckes Stadien anschliessen, in denen zahlreiche grosse, intensiv gefärbte, kuglige Gebilde, von ihm „Karyomeriten" genannt, in einem Kern von gelapptem Umriss liegen. Aus diesen Karyomeriten sollen dann erst die Chromosomen der ersten Richtungsspindel entstehen. Wenn sich Goldschmidt im Nachtrag für die

Entstehung der „Karyomeriten“ aus Theilstücken des Nucleolus auf fig. 2 und 6 von Halkin beruft, so können diese sowie die fig. 13 Goldschmidt's nur für den Zerfall des Nucleolus überhaupt gedeutet werden; was aus den einzelnen Stücken wird, ob „Karyomeriten“ oder durch weitern Zufall kleine Chromatinkörnchen, lässt sich aus solchen Bildern nicht ableiten.

Bei *Gyrodactylus* blieb der Kern zunächst unverändert, während das Kernkörperchen sich auflöste und das Chromatin feinkörnig im Kernraum verteilte. Somit können hier die später auftretenden „Karyomeriten“ nicht aus dem Nucleolus primär entstanden sein. Vielmehr könnten die „Karyomeriten“ sich erst secundär aus dem bei der Auflösung des Kerns ins Plasma gelangten Chromatin gebildet haben, um dann ihrerseits endlich die Chromosomen der Richtungsspindel entstehen zu lassen. Ich glaube allerdings, dass die letztern aus dem Chromatingekrümel direct hervorgehen.

Janicki ist gleichfalls der Meinung, dass bei *Gyrodactylus* die Chromosomen aus den kleinen Chromatinkörnchen entstehen, die nach Auflösung des Nucleolus den Kernraum erfüllen.

Die Eier, welche „Karyomeriten“ enthalten, sind nach meiner Ansicht solche, die den Reifeprocess hinter sich haben. In den zahlreichen hierfür in Betracht kommenden Präparaten finden sich auch überall Richtungskörperchen neben dem Ei. Auch geht bei den grossen Furchungszellen der Ausbildung der Chromosomen weiterer Theilungen eine feinkörnige Vertheilung des gesammten Chromatins im Kernraum vorher (Fig. 21).

Die erste Richtungsspindel bei *Gyrodactylus* erstreckt sich, wie bei *Polystomum*, durch das ganze Ei (Fig. 5, 6). Die 8 Chromosomen sind kurze, dicke, radiär zur Oberfläche gestellte Stäbchen, die durch eine quere Einschnürung in eine periphere und eine centrale Hälfte zerlegt zu werden scheinen. Die Spindelfasern waren in dem besten mir vorliegenden Präparate nur eben angedeutet; an der dem Eipol der Spindel entsprechenden Stelle fand sich, quer zu ihrer Längsaxe gestellt, ein ganz helles, scharf begrenztes, elliptisch geformtes Gebilde, das wohl den Ort des einen Centrosomas anzeigen dürfte (Fig. 5, 6 *c*); am peripheren Spindelpol, der in die zum ersten Richtungskörperchen bestimmte Protoplasmavorwölbung hineinfiel, war nichts Entsprechendes zu sehen. Goldschmidt fand auch bei *Polystomum* nur ein Centrosom und zwar am Eipol der Spindel. Bei der zweiten Richtungsspindel erscheinen die Chromosomen als etwas gestrecktere, gebogene Stäbchen und zwar nun mit ihrer

Längsaxe nicht in radiärer Richtung, sondern quer zu derselben gelagert (Fig. 7). Von der achromatischen Spindel sah ich nichts. Nach vollendeter Theilung bleiben 4 Chromosomen im Ei zurück. Dieselben erweisen sich deutlich als aus mehreren Körnchen zusammengesetzt (Fig. 8).

Befruchtung.

Vom Befruchtungsvorgang sah ich Folgendes. In dem in Reifung begriffenen Ei findet man ein dunkles, radiär gestelltes Gebilde (Fig. 7*s*) nahe der Peripherie, das offenbar den Kopf des eingedrungenen Spermatozoons darstellt. Es theilt sich in zwei Hälften (Fig. 5), vor denen man, wenn sie tiefer eingedrungen sind, zwei ganz kleine, bei Eisenhämatoxylin-Behandlung scharf gefärbte Körnchen (Fig. 9*c*) erblickt, die wohl durch Theilung aus dem männlichen Centrosoma entstanden sind. Eine Spermastrahlung war nicht wahrzunehmen, auch Goldschmidt sah keine bei *Polystomum*. In dem in Fig. 9 abgebildeten Schnitt sieht man die beiden dem Samenkopf entstammenden Chromatinkügelchen (*3*) vergrössert, wohl durch Aufnahme von Substanz aus dem Plasma des Eies, worauf der sie umgebende helle Saum hinweist. Sie müssen sich dann wohl einmal theilen, denn es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass die eine der in Fig. 10 abgebildeten Vierergruppen dem Samenkern entstammt. Bei der Ausbildung des Ruhekernes des befruchteten Eies können, und das scheint die Regel zu sein, Samen- und Eikern mit einander verschmelzen (Fig. 11) oder auch getrennt bleiben (Fig. 16) und sich getrennt erhalten (Fig. 20) bis zur Ausbildung der ersten Furchungsspindel.

Bezüglich der Begattung möchte ich noch anführen, dass dieselbe nach Beobachtung lebender Thiere unter dem Präparirmikroskop in der Weise geschieht, dass die beiden Thiere, mit den Haftscheiben festsitzend, den Vordertheil ihres Körpers hoch erheben und sich wechselseitig umfassen. Dass eine Oeffnung am Vorderende des Uterus, wohl die gleiche, die der Geburt des Embryos dient, als Vagina functionirt, ist höchst wahrscheinlich. Ihre Lage würde dann der des Cirrus des Partners bei der beobachteten muthmaasslichen Begattungsstellung entsprechen, dann aber fand ich sehr häufig im Uterus Spermatozoen, mitunter in ungeheuren Mengen. Dass sie durch einen Laurer'schen Canal in das Ootyp und aus diesem in den Uterus übergetreten seien, für diese Annahme liegt um so weniger ein Grund vor, als ein Laurer'scher Gang nicht nachzuweisen ist.

Zwar vermochte ich auch eine Geburtsöffnung nur während oder kurz nach der Geburt zu sehen. Dass eine solche präformirt vorhanden ist, nicht als Folge einer Uterusruptur eintritt, wird dadurch wahrscheinlich, dass der Austritt der Jungen immer an derselben Stelle erfolgt, und die Anwesenheit eines neuen Eies im Ootyp der Mutter gegen die Annahme spricht, dass ihr die Geburt das Leben kostet, was im zweiten Falle wohl unvermeidlich wäre. Dazu kommt endlich der Befund bei andern Trematoden.

Die hinter dem Cirrus gelegenen Samenblasen waren, wie hier beiläufig bemerkt sei, oft strotzend mit Spermatozoen gefüllt.

II. Entstehung des Furchungskernes. Verhalten des Chromatins im befruchteten Ei und den grossen Furchungszellen.

Nach Ausstossung der Richtungskörperchen findet man auf Schnittpräparaten im gleichförmig dichten Plasma intensiv dunkel färbbare kleine Körnchen, mitunter je 2 paarweise einander genähert, was auf eine bevorstehende Verschmelzung hindeutet, womit auch die wechselnde Zahl derselben übereinstimmt. Goldschmidt sah dieselben bei *Polystomum* öfters durch einen Plastinstrang mit einander verbunden.

Im Präparat Fig. 9 sehen wir die Chromatinelemente in Form kleiner Kügelchen und deutlich in zwei Gruppen geschieden. Die der einen Gruppe sind grösser, im Ganzen 4, wovon 2 (4) auf dem Schnitt sichtbar sind. Sie sind offenbar aus den 4 Chromosomen der 2. Reifetheilung hervorgegangen. Schon grösser als diese, haben sie die Tendenz, durch Aufnahme von Substanz aus dem Eiplasma weiter zu wachsen. Die sie umsäumenden hellen Höfe dürften die Folgen entsprechender Vorgänge sein. Das Chromatin des Samenkernes tritt in nur 2 kleinern Kugeln (4) auf, die offenbar durch directe Theilung jenes entstanden sind (vgl. Fig. 5 u. 7). Indem jede von ihnen sich abermals theilt, entstehen 4, gleichzeitig durch Massenaufnahme aus dem Plasma gewachsene Chromatinkugeln des Samenkerns. In Fig. 10 entspricht dann eine der beiden Vierergruppen dem Eikern, eine dem Samenkern. Durch Verschmelzen der 8 Einzelhöfe kommt ein grosser, unregelmässig lappiger Kern zu Stand, in dem die Chromatinkugeln liegen (Fig. 11). Letztere enthalten hell glänzende ungefärbte Stellen, die weniger Vacuolen als Licht brechenden Einschlüssen ihrem optischen Verhalten nach entsprechen. Der Kern

ist offenbar der Furchungskern, die Nucleolen den „Karyomeriten" Goldschmidt's gleich.

Die Kernverhältnisse des befruchteten Eies und der grossen Furchungszellen erweisen sich als in der Hauptsache so übereinstimmend, dass sie hier gemeinsam behandelt werden können. Die Zahl der chromatischen Nucleolen, die Anfangs 8 betrug, vermindert sich durch Verschmelzung bis auf 2. Vielleicht, dass die vom Ei- und Samenkern herrührenden zu je einem zusammentreten (*u* Fig. 12, 13, 15a b). In den Furchungszellen reducirt sich ihre Zahl bis auf 1 (Fig. 14, 15c).

Mit dieser Verminderung der Zahl der chromatinhaltigen Nucleolen gehen aber noch zwei andere Veränderungen einher. Es zeigt sich nämlich im Kernraum noch eine zweite Form nucleolenartiger Gebilde (*u'*) von ovalem oder auch unregelmässigem Umriss, granulirter und mit den üblichen Kernfarbstoffen wenig färbbarer Substanz. Hand in Hand mit ihrem Auftreten geht das von im ganzen Kernraum zerstreuten feinen Chromatinkörnchen (Fig. 12—16).

Prüft man Schnitte durch solche Kerne mit der Iodgrünfuchsin-Methode nach Zimmermann, so erweisen sich die auch durch die gewöhnlichen Kernfarben (Karmin, Hämatoxylin) dunkel tingirbaren Nucleolen (*u*) als chromatinhaltig, die blassen aber als echte Plastinnucleoli. Erstere färben sich grünblau, letztere roth. Mit der Methode von List zeigen die Plastinnucleolen die Berlinerblau-Reaction.

Betrachtet man das Präparat Fig. 17, so scheint ein grosser Nucleolus im Begriff, sich nach Art der indirecten Kerntheilung zu zerschnüren — durch einen günstigen Zufall wurde diese Zerschnürung eines grossen Nucleolus einmal im lebenden Ei beobachtet — und zugleich in Chromatin- und Plastintheil zu zerlegen. Janicki giebt in Fig. 4 seiner Abhandlung eine ähnliche Abbildung, fasst den Vorgang aber als eine Verschmelzung auf. Die grossen Vacuolen in den Nucleolen machen es mir indess wahrscheinlich, dass auch hier eine Theilung als erste Stufe einer beginnenden Auflösung (vgl. unten) vorliegt. Rohde (1903) sagt vom Nucleolus des Amphibieneies: „Die ersten Theilungen des reifen Nucleolus vollziehen sich meist genau in der Form der directen Kerntheilung, d. h. der Nucleolus schnürt sich zuerst semmelartig in der Mitte ein und zerbricht in 2 Stücke, die aus einander weichen, bisweilen aber noch längere Zeit durch einen ganz dünnen Faden in Verbindung bleiben, wie dies bei der directen Kerntheilung auch öfters vorkommt."

Goldschmidt bildet in fig. 32 seiner Arbeit einen „Karyo-

meriten" von *Polystomum* in Theilung ab, Rohde einen sich theilenden Nucleolus des Froscheies tab. 37 fig. 2b: die Uebereinstimmung der beiden Bilder ist eine fast völlige.

Auch bei Pflanzen kommt eine derartige Theilung des Nucleolus vor, wie Gardner (1901) von Zellen der Bohnenwurzel berichtet. Theilung der Nucleolen unter gleichzeitigem Zerfall in eine Plastinunterlage und einen chromatischen Theil, beziehungsweise Zerfall des letztern in kleinere Stücke und schliesslich feine Körnchen sind nach meiner Meinung Veränderungen, die die Umwandlung des Ruhekerns für eine neue Theilung einleiten.

Das im Kernraum in feinen Körnchen auftretende Chromatin kann offenbar nur durch Abscheidung bezw. Auflösung aus den chromatischen Nucleolen hinein gelangt sein. Janicki, der sein Auftreten in dieser Form ebenfalls angiebt, meint: „Sollte alles Chromatin in Körnchenform an den Kernraum abgegeben werden, so würden die von den Karyomeriten [1]) übrig bleibenden Gebilde als echte Plastinnucleoli aufzufassen sein; doch darüber könnten nur weitere tinctionelle Untersuchungen entscheiden." Aus meinen Beobachtungen ergiebt sich, dass Plastinnucleoli neben chromatischen zugleich vorkommen und aus solchen hervorgehen, indem das Chromatin austritt. So lange die Nucleolen noch klein sind (Fig. 10, 11), bilden sie einheitliche Körper. An ihre Verschmelzung zu einer kleinen Zahl grösserer Nucleolen schliesst sich alsbald die Auflösung an. Diese scheint in mannigfacher Weise zu geschehen. Theilung des Nucleolus und Trennung in die beiden Bestandtheile erfolgen gleichzeitig (Fig. 17), oder der chromatische Theil löst sich von der Plastinunterlage, und diese theilt sich nachträglich (Fig. 12, 14), oder mehrere Nucleolen lassen eine ungetheilte Plastinunterlage gleichzeitig zurück (Fig. 13, 16). Die feinen Chromatinkrümel im Kernraum entstehen wohl durch Abscheidung aus den Nucleolen, wodurch diese an Volumen mehr und mehr abnehmen. Ihre Grösse ist dem entsprechend eine recht verschiedene (Fig. 13, 17).

Bei den Furchungszellen ist es auffallend, dass häufiger 2 Nucleolen mit je einer Plastinmasse in einem Kern gefunden werden (Fig. 15a, b, 18), was auf ein gewisses Selbständigbleiben der Abkömmlinge von Ei- und Samenkern bis zu diesem Stadium zu beziehen wäre, wenn man nicht die Zweizahl auf eine stattgehabte

1) Janicki bedient sich hier des von Goldschmidt angewandten Terminus.

Theilung zurückführen muss. Bestimmtes lässt sich darüber nicht leicht aussagen. Auch scheint bei den Furchungszellen die Zweitheiligkeit der Nucleolen unmittelbar nach ihrer Verschmelzung einzutreten, wenigstens sah ich nie ein Uebergangsstadium zwischen den in Fig. 19 und Fig. 15 dargestellten, also etwa einen Kern mit nur 4 oder 2 einheitlichen Nucleolen. Es nimmt dies auch nicht weiter Wunder, wenn das Eintreten der Zweitheiligkeit den ersten Schritt zur Auflösung der Nucleolen als einer Einleitung zu einer neuen Karyokinese darstellt, die ja hier ohne lange Pause der vorhergehenden folgt. Dass die Zweitheiligkeit des Nucleolus ein Symptom seiner beginnenden Auflösung in Nucleinkörper ist, trifft nach Rohde sowohl für das Froschei als für die Muskelzellkerne von *Ascaris* zu: „Es liegt daher der Schluss wohl nahe, dass wir es auch bei den doppeltheiligen Nucleolen der Autoren mit einer Auflösungsfigur des Hauptnucleolus im Sinne Carnoy's zu thun haben, um so mehr, als offenbar auch bei ihnen die Doppeltheiligkeit erst eine zu bestimmter Zeit eintretende spätere Differenzirung des Hauptnucleolus darstellt."

Wenn wir nach Kernverhältnissen Umschau halten, welche sich mit denen beim Ei von *Gyrodactylus* bezw. den ersten Furchungszellen vergleichen liessen, so kommen die doppeltheiligen Nucleolen in Betracht, wie sie zuerst Leydig (1855) für das Ei von *Cyclas cornea* aufzeigte und Flemming (1874) im Keimfleck der Teichmuschel fand.[1]) Der von ihm Hauptnucleolus genannte Kernkörper besteht aus 2 Theilen: einem kleinern, stark lichtbrechenden, intensiv färbbaren, und einem grössern, blassen, schwächer färbbaren Abschnitt. Letzterer zeigt nach List (1896) bei Behandlung mit gelbem Blutlaugensalz und verdünnter Salzsäure Blaufärbung. Dieselbe Reaction durch Berlinerblau-Färbung zeigen die blassen, mit Kernfarbstoffen schwach tingirbaren Gebilde (*n'*) bei *Gyrodactylus*, während die kleinern, runden (*n*) sich andrerseits mit Kernfarbstoffen intensiv färben. Letztere seien, im Anschluss an List, als Haupt-, erstere als Nebennucleolen bezeichnet.

Eines der Schnittpräparate (Fig. 18) nach einander mit List'scher Berlinerblau-Methode, Jodgrün-Fuchsin, Eisenhämatoxylin (unter Entfärbung zwischen den einzelnen Reactionen) behandelt, zeigte folgendes Verhalten:

—

1) Weitere Literatur über zweitheilige Nucleolen aufzuführen erübrigt sich, da Rohde dieselbe p. 641 übersichtlich anführt und bespricht.

	Berlinerblau	Iodgr.-Fuchs.	Hämatoxylin
Hauptnucleolus (*n*)	—	hellroth	schwarzblau
Nebennucleolus (*n'*)	blau	dunkelblau	blassblau.

Die Reaction würde, soweit das Verhalten gegen Iodgrün-Fuchsin in Betracht kommt, der Auffassung Rohde's entsprechen, dass der Hauptnucleolus nucleinfrei ist, der Nebennucleolus Nuclein enthält. Dagegen spricht dann aber die intensive Schwarzblau-Färbung des erstern in Eisenhämatoxylin, oder vielmehr sie zeigt, dass Nuclein und Chromatin nicht dasselbe sind. In andern Fällen färbten sich ihrem sonstigen Verhalten nach für Hauptnucleolen angesprochene Gebilde mit Iodgrün-Fuchsin dunkelblau, die Nebennucleolen hellroth. Nuclein- und Chromatinreaction fielen zusammen. Jedenfalls bedürfen die hier in Betracht kommenden Verhältnisse noch einer weitern und eingehenden Untersuchung.

III. Ausbildung der Chromosomen der Theilungsspindeln.

Janicki schreibt: „Welches das weitere Schicksal der Nucleolen ist, und wie überhaupt der Ruhekern zur weitern Theilung sich anschickt, konnte ich nicht beobachten. Nach dem Verhalten des Eikernes vor der Reifungsphase zu urtheilen, würde ich annehmen, dass die Nucleolen zuletzt sich gänzlich im Kernraum auflösen. Die Chromosomen des nächsten Theilungsschnittes würden sich aus den Chromatinkörnchen zu reconstruiren haben." Dass dem in der That so ist, beweist ein Präparat (Fig. 20), bei dem die Nucleolen verschwunden sind und Chromatinkörnchen den Binnenraum der beiden Vorkerne durchsetzen. Diese sind noch nicht mit einander verschmolzen, wie sie auch in andern Fällen (Fig. 16) mehr oder minder lang sich getrennt erhalten. Derselbe Vorgang der Auflösung der Nucleolen wiederholt sich bei den in eine neue Theilung eintretenden Furchungszellen (Fig. 21, 22). Durch Auflösung der Kernmembran gelangen die Chromatinkörnchen in das Eiplasma, und aus ihnen müssen sich die Chromosomen der ersten Richtungsspindel reconstruiren; in so weit liegt derselbe Zustand vor wie nach der Auflösung des Keimbläschens und vor Ausbildung der Richtungsspindel.

Die Nucleolen würden demnach bei ihrem ersten Auftreten direct an die Chromosomen der vorherigen Theilung anknüpfend (Fig. 8) aus lauter chromatischer Substanz bestehen, durch Assimilation von dem Plasma entnommenen Stoffen wachsen und sich mit einem hellen

Hof umgeben (Fig. 9. 10. 11. 19) wie dies auch Goldschmidt für die damit identischen „Karyomeriten“ von *Polystomum* annimmt. Nachdem sie zu grössern Complexen verschmolzen und ihre Höfe gleichfalls zu einem grossen Kernraum zusammen geflossen sind, zerfallen sie in einen chromatischen Theil und eine achromatische Unterlage. In stetig zunehmendem Maasse findet eine Abscheidung von Chromatin in den Kernraum statt, die mit dem gänzlichen Verschwinden der Nucleolen abschliesst.

Was nun speciell die Bildung der Chromosomen angeht, so glaubt Goldschmidt, dass sie der Form nach verschieden verläuft bei Zellen, die sich rasch weiter theilen, ohne einen Ruhekern zu bilden, und denjenigen, die zuvor völlig zur Ruhe zurückkehren. Der erstere Fall würde für die Fälle zutreffen, wo den Karyomeriten feine Fäden angeheftet sind und die Goldschmidt für Stadien der Chromosomenbildung hält.

In allerdings nur 2 Fällen (Fig. 23, 24 a, b) sah ich bei *Gyrodactylus* Aehnliches. Ein wesentlicher Gegensatz zu der von mir in der Regel beobachteten Auflösung des Chromatins in feine Körnchen liegt nicht darin, da nach Carnoy (1897) bei Amphibieneiern beides vorkommt und die Auflösungsform selbst bei denselben Individuen weitgehend differiren kann. Nur ausnahmsweise findet eine Auflösung durch Theilung und Knospung statt. In der Regel bilden sich im Innern des Nucleolus Auflösungsfiguren: Perlschnüre, Flaschenbürsten, Fäden u. dgl., die durch Platzen der Nucleolenmembran frei werden. Beim Frosch hingegen, den Carnoy nicht untersucht hat, zerfällt nach Rohde der grösste Theil der Nucleolen feinkörnig. Aber auch die Fäden Carnoy's, die Goldschmidt mit den von ihm bei *Polystomum* beobachteten auf eine Stufe stellt, lösen sich später in Körnchen auf, so dass der Unterschied im Freiwerden des Chromatins nur ein geringfügiger ist. Auch die bei *Gyrodactylus* und *Polystomum* beobachteten Fäden werden nicht direct in Chromosomen zerfallen, sondern nur eine Vorstufe der Auflösung in feine Körnchen darstellen.

Bei Pflanzen scheint Aehnliches vorzukommen. — Nach Gardner zeigt sich bei den Wurzelzellen des Bohnenkeimlings ein Kernfaden, der in den Nucleolus eintaucht (dip into), und auf den das Chromatin als kleine Körnchen aus dem Nucleolus übergeht; dadurch wandelt sich der Kernfaden zum Spiremfaden um, und der Nucleolus verschwindet ganz. Aus dem Faden sollen allerdings dann durch Theilung die Chromosomen hervor gehen. Be-

merkenswert aber ist, was hier von einem Pflanzennucleolus ausgesagt wird: „The nucleolus is, at least in large part, a mass of chromatin material, packed together in a round form, during the resting stage, and during this stage, it is the important chromatin centre." Also auch hier die Localisation des Chromatins in Nucleolenform, wie es auch neuerdings wieder Hartmann für das Ei von *Asterias glacialis* behauptet hat.

Was endlich die physiologische Bedeutung der zahlreichen grossen Nucleolen (Karyomeriten) angeht, so schliesse ich mich vollständig der Meinung Goldschmidt's an, dass dadurch eine Oberflächenvergrösserung der in lebhafter Wechselbeziehung zu dem Protoplasma stehenden Kernsubstanz erreicht werden soll; hauptsächlich wird es sich um Assimilation des Dottermaterials handeln. Eine Stütze findet diese Ansicht in der Thatsache, dass sie sich nur im Ei und den grossen Furchungszellen finden; sobald letztere eine gewisse Grösse nach unten überschritten haben, ist der Kern selbst von gewöhnlicher Grösse und umschliesst nur einen Nucleolus; ob aber auch hier dieser das gesammte Chromatin und ob er überhaupt solches enthält, konnte ich bei der Kleinheit des Objects nicht feststellen.

IV. Furchung und Embryonalentwicklung.

Historisches.

v. Nordmann (1832), der erste Beschreiber von *Gyrodactylus*, sah die 2 grossen Haken und 4 der 16 kleinen Randhaken der Haftscheibe eines im Innern des alten Thieres liegenden Embryos, verkannte aber ihre wahre Natur und hielt sie für „Bauchhaken" des erwachsenen Stückes.

v. Siebold (1849) entdeckte ihre Zugehörigkeit zu einem Embryo der seinerseits schon wieder einen Embryo in sich berge, und erörterte in bejahendem Sinne die Frage, ob *Gyrodactylus* eine lebendig gebärende Amme sei, die sich durch „Keimkörper" fortpflanze.

P. J. Van Beneden (1858) that einen Schritt rückwärts mit der Behauptung, dass die Embryonen nicht in einander, sondern neben einander im Mutterthier lägen; sie seien demnach nicht, wie es Siebold gethan habe, als Tochter und Enkel, sondern als Geschwister zu bezeichnen. „Les Gyrodactyles sont vivipares, et, comme chez les Trématodes supérieurs, les œufs se forment un à un; un embryon est à peine formé, qu'un autre commence son évolution, et la pont

s'effectue à mesure, qu'ils se forment". Dass sie Geschwister seien, war zwar richtig, aber die Grundlage des Schlusses durchaus falsch.

Wagener, der die Anatomie von *Gyrodactylus* sehr sorgfältig untersucht und dargestellt hat, sah, wie bei der Furchung das Ei in 2 grosse Zellen zerfiel, die von kleinern, aus ihnen hervorgegangenen umlagert werden. Die grossen Zellen bleiben noch lange Zeit im Innern des sich bildenden Embryos sichtbar und liegen an der Stelle, wo sich später der Uterus bildet. Zeigen sich die 16 kleinen Haken der Haftscheibe und die Anfänge der beiden grossen Haken, so findet man nur noch einen Furchungskugelrest, an seinem untern Rande von Zellen umgeben, die sich vom Parenchym des Embryos abgrenzen und von sehr verschiedener Grösse sind.

Später verschwindet auch dieser, und innerhalb des Embryos zeigt sich eine eiförmige, aus gleich grossen Zellen bestehende Figur. Der erste Embryo entwickelt sich, und im zweiten zeigen sich schon die kleinen Häkchen. An der Stelle von dessen Uterus liegt bereits wieder ein ovaler Zellenhaufen mit den 16 Häkchen, und in diesem ist mitunter abermals an der Stelle des künftigen Uterus eine elliptische Abgrenzung wahrzunehmen.

Wagener stellt 3 Möglichkeiten für die Entstehung der in einander geschachtelten Individuen auf:

1. Enkel und Urenkel entstehen wie die Tochter, welche sie enthält, d. h. auf geschlechtlichem Wege.

2. Dadurch, dass Theile der Furchungskugel, aus welcher sich die Tochter entwickelte, übrig bleiben, welche, selbst von der Tochter umwachsen, dasselbe unter sich wiederholen.

3. Enkel und Urenkel sind als Sporen anzusehen.

Wagener erörtert dann die Schwierigkeiten, welche jeder der 3 Annahmen entgegen stehen, ohne sich für eine zu entscheiden. Im ersten Fall müssten die jungen Thiere während des Verweilens im mütterlichen Uterus geschlechtsreif werden, noch bevor sich an der Stelle des künftigen Uterus ein zum jungen Thier werdender Zellenhaufen findet. Doch zeigt sich an den Embryonen, welche bereits ziemlich ausgebildete Thiere enthalten, noch keine Spur von Geschlechtsorganen.

Nimmt man die zweite Möglichkeit an und setzt dabei voraus, dass jeder normale *Gyrodactylus* 3 Generationen in sich erzeugen müsste, so würde daraus folgern, dass die Erstgeburt eines jeden *Gyrodactylus* „noch von Theilen der Furchungskugeln abstammt,

welche der zuerst geschaffene, der Stammvater der Gyrodactylen erzeugt hat".

Wagener neigt der Ansicht zu, dass sich das zweite und dritte junge Thier in der That aus Furchungskugelresten bilden; dafür spricht ihm die ungleichmässige Zellenbildung aus den beiden Furchungskugeln, in Folge deren sich noch 2 meist gleich grosse Reste derselben zu einer Zeit im Embryo finden, wo dieser den Uterus ausfüllend schon die Haken der Schwanzscheibe trägt; dann der Umstand, dass sich häufig eine Dotterkugel von einem deutlich abgegrenzten Zellenhaufen halb umfasst findet; ferner, dass Kugeln und Zellenhaufen da liegen, wo sich später der Uterus entwickelt; endlich, dass nach ihrem Verschwinden an der Stelle sich ein ovaler, deutlich abgegrenzter Zellenhaufen mit Häkchen findet.

Die Richtigkeit der Voraussetzung aber, dass jeder *Gyrodactylus* 3 in einander geschachtelte Embryonen erzeugen muss, lässt sich aus dem bis jetzt Bekannten durchaus nicht beweisen. „Es bleibt immer noch für die Vermuthung Raum, dass der letzte, zu innerst liegende Embryo, während seines Verweilens innerhalb des mütterlichen Uterus oder auch nach der Geburt seinen leer gebliebenen Brutraum mit einem befruchteten Ei erfüllt."

Gegenüber der dritten Annahme, nach der die jungen Thiere „Sporen" wären, erhebt Wagener den Einwand, dass dieser Fortpflanzungsmodus gleichfalls eine unendliche Reihe von als Sporen entstandenen Gyrodactylen neben den geschlechtlich erzeugten zur Folge hätte, geschlechtliche und ungeschlechtlich entstandene Individuen genau übereinstimmende Thierformen darstellten und das eigenthümliche Verhalten der Furchungskugelreste bedeutungslos bliebe.

Metschnikoff (1870) betont die Unregelmässigkeit des Furchungsverlaufs; man erhält keineswegs jedesmal übereinstimmende Bilder. Ausser dem Zweizellenstadium sah M. noch eines aus 2 grossen und einer dritten bedeutend kleinern Zelle, ferner eines aus 2 ungleichen, grossen und 6—7 kleinen Zellen bestehendes. An einem Exemplar fand er neben einer grossen kernlosen [1]) Kugel einen Haufen kleiner,

1) Wagener und Metschnikoff hielten die Furchungszellen, deren Kern aufgelöst war, im Stadium der Karyokinese, für kernlos. W. meinte, dass Zellkerne — in Wirklichkeit waren es die Nucleolen — erst nach der Zweitheilung des Eies aufträten, sich zunächst vermehrten und dann mit Protoplasma umgeben aus den grossen Furchungszellen ausrückten, um sich ihnen anzulagern.

gekernter Zellen und ausserdem noch 2 bedeutend grössere Zellen, welche im Innern in Theilung begriffene Kerne[1]) enthielten und offenbar direct aus der Zerklüftung einer Furchungskugel entstanden waren. Dieser Fall führt zur Annahme, dass die Embryonalzellen nicht allein durch eine Art Knospung aus den beiden grossen Furchungszellen entstehen, sondern dass sie auch unmittelbar aus ihnen durch Zweitheilung ihren Ursprung nehmen können. Nur äusserst selten sah M. 2 „kernlose" Furchungskugeln, während diese nach Wagener regelmässig da sein sollen. Das lange Verweilen der Furchungskugelreste hält M. im Gegensatz zu W. für eine Ausnahme.

Die erste Anlage des sog. Enkels zeigt sich häufig schon vor dem Auftreten des Hakenkranzes der Tochter: nach dem Ablauf des Furchungsprocesses bemerkt man ausnahmslos, dass die mittlern Zellen die übrigen an Grösse bedeutend übertreffen. In der ganzen Masse der Embryonalzellen findet sich stets eine grosse, gekernte Zelle besonders früh von den übrigen differenzirt, um später zur Eizelle zu werden.

M. stellt als Hauptresultat seiner Beobachtungen den Satz auf, „dass die Bildung der Tochter und des sog. Enkels aus der gemeinschaftlichen Masse der unter sich ganz ähnlichen Embryonalzellen erfolgt, welche sich in eine peripherische, zur Tochter werdende, und eine centrale, den sog. Enkel liefernde Partie sondern."

Eigene Resultate.

Eine Schwierigkeit für die Identificirung bestimmter Furchungszellen mit solchen eines andern als des jeweils vorliegenden Stadiums liegt darin, dass die einzelnen Zellen, von keiner gemeinsamen Hülle umschlossen, nur sehr lose an einander liegen und daher bei der Conservirung und damit zusammen hängenden Bewegungen des Mutterthieres sich leicht gegen einander verschieben. Der durch eine Flüssigkeitsansammlung ausgedehnte Uterus vermag sie ebenfalls Anfangs nicht in einer bestimmten Lage zu fixiren, so dass auch die relative Lage zum Körper der Mutter keinen Anhalt bietet. Ist der Embryo so gross geworden, dass er den Uterus ausfüllt, bezw. dann auch ausdehnt, so zeigt sich, dass sein Vorderende bald der rechten, bald der linken Seite des mütterlichen Uterus anliegt, ein Umstand, der bei

1) Er sah offenbar die Nucleolen dafür an.

der asymmetrischen, später bilateral symmetrischen Lagerung der Embryonalzellen zu einander gleichfalls beachtet werden muss. Ein Zurückführen der Furchungszellen verschiedener Stadien auf einander wurde nach vielen vergeblichen Versuchen aufgegeben, von wenigen (a, b, a^{I}, a^{II}, b^{I}, b^{II}, β', β'') abgesehen. Da aber eine Darstellung der Organbildung weder beabsichtigt war, noch, soweit ich beurtheilen kann, möglich gewesen wäre, mich vielmehr nur das Verhältniss der Embryonen zu einander interessirte, so halte ich diesen Mangel einer Identificirung der Furchungszellen auch für belanglos. Die im Text gegebenen Abbildungen von Furchungsstadien sind ausnahmslos so orientirt, wie sich das betreffende Stadium bei Lagerung des Mutterthieres auf dem Rücken mit dem Beobachter abgekehrtem Kopfende darbot. In Kinese begriffene Kerne sind nicht gezeichnet, die in Ruhe befindlichen in schematischer Weise markirt. Die erste Furchungsspindel wurde einmal beobachtet; sie erstreckte sich durch das ganze Ei; die Chromosomen waren in der Aequatorialebene angeordnet. Die erste Theilung ist dem entsprechend total und fast äqual. Ehe die zwei Zellen sich zu weiterer Theilung anschicken, bilden sie Ruhekerne aus (Fig. 14). Die nun folgenden Theilungen sind durch erhebliche Verschiedenheit in der Grösse der Furchungs-

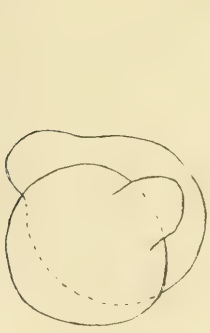


Fig. A.

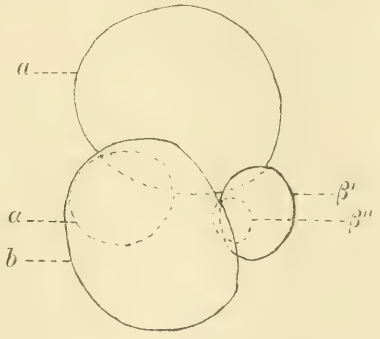


Fig. B.

Fig. A. Die zwei ersten Furchungszellen im Begriffe, sich inäqual zu theilen.
Fig. B. Stadium von 5 Zellen. a und β' β'' Theilzellen von a bezw. b.

zellen charakterisirt, indem zwei derselben (a und b) sich bis zum 10. Zellenstadium in besonderer Grösse erhalten. Durch Theilung der beiden ersten Furchungszellen (Fig. A)[1]) entsteht ein Stadium

1) Fig. A—H sind bei Vergr. 1160, J bei Vergr. 580, K bei Vergr. 406 mit dem Zeichenapparat entworfen.

von vier bezw. fünf Zellen (Fig. B), indem die eine (*b*) kurz hinter einander zwei kleinere Theilstücke (β' β'') abgiebt. Diese und die aus *a* entstandene Zelle *a* liegen nun ganz constant einander polständig gegenüber in der Furche zwischen den zwei grossen. Alle fünf kehren zur Ruhe zurück. Durch zeitliche Verschiebung der Furchungen kommen auch Drei- und Vierzellenstadien mit Ruhekernen zu Stand. Durch fortgesetzte Theilungen der zwei grossen Zellen (*a*, *b*) entstehen Stadien von acht (Fig. C) und neun (Fig. D)

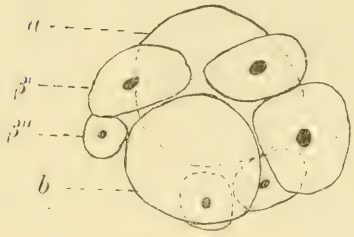


Fig. C.

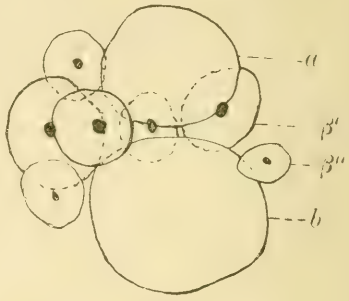


Fig. D.

Fig. C. Stadium von 8 Zellen.

Fig. D. Stadium von 9 Zellen. Die kleinen Furchungszellen, durch inäquale Theilungen aus den zwei grossen, a und b, entstanden, liegen in der Rinne zwischen diesen.

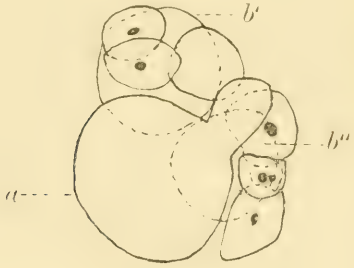


Fig. E.

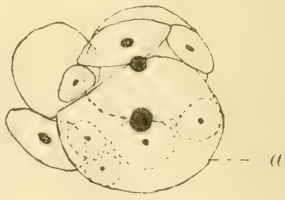


Fig. F.

Fig. E. Stadium von 10 Zellen. b hat sich in b^{I} und b^{II} gespalten; a ist in inäqualer Theilung.

Fig. F. Stadium von 11 Zellen. a wird auf der Hälfte seiner Oberfläche von kleinern Furchungszellen überlagert.

Zellen. Dass die Zellenvermehrung hauptsächlich auf einer inäqualen Theilung der zwei grossen Zellen beruht, ergibt sich daraus, dass man ihre Kerne fast stets aufgelöst antrifft — daher auch die Meinung Wagner's, dass sie kernlos seien. Nur einmal sah ich eine

der kleinen Zellen im Sechszellenstadium in Theilung, sonst waren sie immer in Ruhe. Erst wenn neun Zellen vorhanden sind, findet ein Zerfall der einen der beiden grossen Zellen statt in zwei nahezu gleich grosse Stücke (Fig. E b^{I}, b^{II}). Die andere (a) dagegen setzt die inäquale Theilung fort (Fig. E) und wird, indem auch b^{I} und b^{II} sich weiter theilen, auf einer Seite ganz von Furchungszellen überdeckt (Fig. F, G und 22).

So ist eine Art epibolischer Gastrula entstanden, wie sie auch Halkin und Goldschmidt für *Polystomum* angeben. Während nun die peripherischen Zellen fortgesetzt durch Theilung sich vermehren, wird die grosse centrale Zelle, die ihrerseits ebenfalls sich inäqual zu theilen fortgefahren hatte, mehr und mehr umwachsen. Im Stadium von etwa 60 Zellen erleidet sie eine nahezu äquale Theilung, wie seiner Zeit das befruchtete Ei (Fig. H).

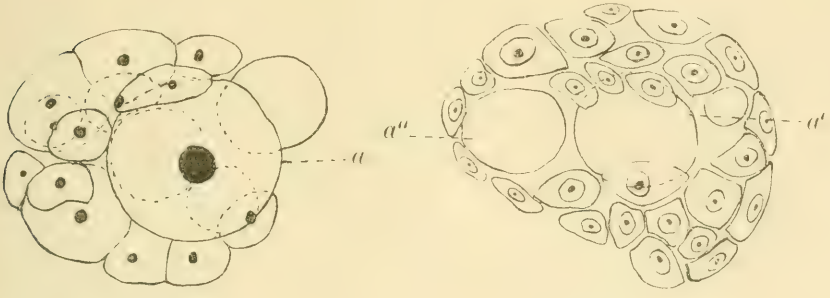


Fig. G. Fig. H.

Fig. G. Stadium von 17 Zellen. Epibolische Gastrula.
Fig. H. Stadium von etwa 60 Zellen. a hat sich in a^{I} und a^{II} getheilt.

Der Embryo nimmt jetzt mehr und mehr die von Halkin und Goldschmidt bei *Polystomum* als „Nierenform" bezeichnete Gestalt an (Fig. 25). Seine Lage im Mutterthier ist jetzt, da ihn der Uterus dicht umschliesst, eine bestimmte; die convexe Fläche ist nach vorn, die concave nach hinten gerichtet, und eine die Mittelpunkte beider verbindende Linie fällt mit der Längsaxe des Mutterthieres zusammen. Beim weitern Wachsthum dehnt sich der Embryo vornehmlich in dieser Richtung aus (Fig. 26).

Es fallen frühzeitig die erheblichen Grössenunterschiede zwischen den Embryonalstadien und dem im Ei gegebenen Ausgangsmaterial auf. Schon v. Siebold machte darauf aufmerksam und behauptete, dass der Embryo Nahrung von der Mutter beziehe. Dafür spricht

auch die Lage des Uterus, der in seiner ganzen Länge beiderseits von den Darmschenkeln begleitet wird, so dass für eine Ernährung des Embryos durch diffundirende, ernährende Flüssigkeit die günstigsten Bedingungen vorliegen.

Kehren wir zum Sechzigzellenstadium zurück, so sind die 2 grossen, centralen Zellen zweifelsohne die von Wagener besonders beachteten „kernlosen Furchungskugelreste", aus denen sich seiner Meinung nach „Enkel" und „Urenkel" bilden.

Sie bleiben noch lange durch ihre Grösse ausgezeichnet, indem sie offenbar ein ähnliches Verhalten zeigen wie die 2 ersten Furchungszellen, nämlich bei der Theilung nur kleine Zellen abgeben (Fig. 25 a^I a^{II}). Der Embryo streckt sich mehr und mehr in die Länge. Nun wiederholt sich derselbe Vorgang der Epibolie, indem die eine der beiden Zellen sich annähernd äqual theilt und mit den durch inäquale Theilung vorher aus ihr und der zweiten grossen Zelle hervorgegangenen Zellen diese umschliesst. Dadurch kommt ein Stadium zu Stande, in dem nur mehr eine centrale Zelle enthalten ist, deren Kern zur Ruhe zurückkehrt (Fig. J). Welche der beiden centralen Zellen umwachsen wird, kann ich nicht mit Sicherheit angeben, ich vermuthe, die kleinere von beiden. Nun beginnt allmählich auch eine Sonderung des Zellenmaterials, das sich schon durch die Grösse seiner Elemente unterscheidet, in den einzelnen Embryonen entsprechende Complexe sichtbar zu werden.

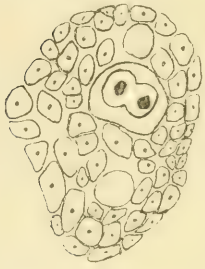


Fig. J.
Der Embryo umschliesst nur eine grosse Zelle mit Ruhekern.

In Fig. 26 ist ein Schnitt abgebildet, der dieses Verhalten illustrirt. Die äussere Zellenschicht (e') entspricht dem zuerst zur weitern Entwicklung gelangenden Embryo, er umschliesst den zweiten Embryo (e''), der ebenfalls noch aus undifferenzirten Furchungszellen besteht, von denen 4 (auf diesem Schnitt nicht sichtbare) noch besonders gross und offenbar durch den schliesslichen Zufall der einen der 2 grossen centralen Zelle entstanden sind. In seinem Innern liegt eine grosse Furchungskugel (e^{III-IV}) welche das Material für den 3. bezw. 3. und 4. Embryo darstellt. Welcher von den beiden Fällen zutrifft, lässt sich natürlich nicht sagen, da es davon abhängt, ob das die Embryonen enthaltende Thier ihre erstgeborene „Schwester" oder ihre „Mutter" ist. Ihre „Mutter" ist es, wenn es schon einmal geboren hatte und die

Embryonen der Gesammtmasse eines Eies entstammen, ihre „Schwester", wenn es mit ihnen aus einem Ei hervorging und mit ihnen als Embryo seiner Zeit in einem Elternthier lag.

Dass auch der vierte Embryo auf dieselbe Weise sich entwickelt wie die frühern, unterliegt kaum einem Zweifel. In vorgerücktern Embryonalstadien findet man im Innern des 2. Embryos stets eine Anzahl grösserer Zellen, deren weiteres Verhalten wiederum von der oben gestellten Alternative abhängt. Entweder liefern sie den innersten, 3. Embryo allein und direct, durch fortgesetzte Theilung sich in einen Haufen annähernd gleicher Embryonalzellen umwandelnd, oder eine von ihnen wird als Anlage eines 4. Embryos, wie früher, umwachsen (Fig. K).

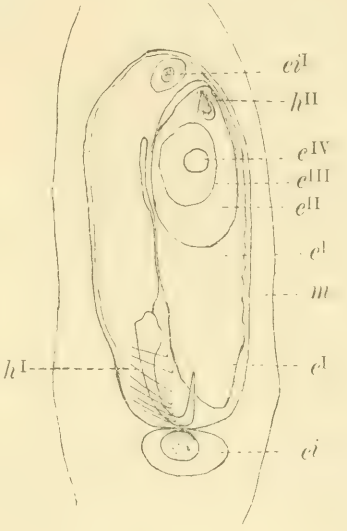


Fig. K.

Schematische Darstellung der 4 im Mutterthier m in einander geschachtelten Embryonen. e^{I} der am weitesten entwickelte Embryo, ∩förmig gebogen. Grosse und kleine Haken seiner Haftscheibe sind ausgebildet (h'). In seinem Ootyp liegt bereits ein Ei (ei'). Sein Uterus enthält den zweiten Embryo e^{II}, dessen Haken (h'') ebenfalls schon sichtbar sind. Er umschliesst den aus noch undifferenzirtem Zellenmaterial bestehenden dritten Embryo e^{III} und dieser der vierten e^{IV}. Nach der Entleerung des Uterus des Mutterthieres m wird das in seinem Ootyp befindliche Ei (ei), dessen Keimfleck bereits aufgelöst ist, in den Uterus übertreten.

Von der weitern Entwicklung konnten nur die mit dem Grössenwachsthum verbundenen Veränderungen der äussern Körperform berücksichtigt werden, während die Bildung der einzelnen Organe, wie schon gesagt, nicht verfolgt wurde.

Durch Längenwachsthum erlangt der Embryo eine länglicheiförmige Gestalt, und an seinem Hinterende werden die grossen Haken — von der Spitze nach der Basis hin sich entwickelnd — sichtbar, ebenso die mit ihren, die Randhäkchen tragenden Enden zusammengeneigten Stäbchen der Haftscheibe (Fig. K h^{I}, h^{II}). Allmählich biegt das Vorderende des Embryos (e') nach hinten um. Aus dem

umgebogenen, in der Richtung gegen das Hinterende des Elternthiers hinwachsenden Stück wird der vordere Körpertheil des jungen Thieres, die Kopfzipfel (*k'*), Mundöffnung und Anfangstheil des Darmes umfassend, während der den Uterus mit Inhalt, die Geschlechtsorgane und Haftscheibe (*h'*) enthaltende Theil die ursprüngliche Lage Anfangs beibehält. Durch weitere Ausbildung der hinter dem Uterus gelegenen Organe rückt dieser bezw. der an seiner Stelle liegende zweite Embryo (*e''*) mehr und mehr nach vorn, überschreitet die Umbiegungsstelle und tritt schliesslich ganz in den nach hinten gebogenen Vordertheil des ältesten Embryos über (Fig. K).

Es bildet jetzt der erste Embryo (*e'* im Uterus der Mutter (*m*) eine ∩förmige Schleife, deren beide Schenkel sich berühren. Die Embryonen *e''* u. s. w. liegen jetzt zum alten Thiere umgekehrt wie vorher, mit ihren Hinterenden nach dessen Vorderende hin, aber in normaler Lage zu dem ihnen gegenüber gewissermaassen als „Mutterthier" aufzufassenden ersten Embryo. Die Geburt des letztern, die ich mehrfach beobachtete, auch durch rasches Abtödten der Thiere fixiren konnte, geschieht „conduplicato corpore", indem die Partie, wo sein Körper umgebogen ist, zuerst aus der Geburtsöffnung heraus tritt, die am Vorderende des Uterus liegt. Erst zuletzt und kurz hinter einander werden Kopfzipfel und Haftscheibe frei, wobei durch tastende Bewegungen von deren Randlappen die Häkchen sich zeitweilig im Körper der Mutter verfangen. Der Uterus der Mutter collabirt stark, was bei der enormen Ausdehnung, die er durch das dem alten fast gleich grosse junge Thier erfahren hatte, selbstverständlich ist. Alsbald aber erlangt der Körper seine Turgescenz wieder, indem der Uterus durch eine klare Flüssigkeitsansammlung sich wieder ausdehnt. Man findet dann auch sehr häufig, wie schon oben erwähnt, zahlreiche Spermatozoen in ihm; mit dem Uebertritt des schon längst im Ootyp gelegenen und dort schon durch Auflösung des Keimflecks für den Reifetheilungs-Process vorbereiteten Eies (Fig. K *ei*) beginnt eine neue Trächtigkeitsperiode. Dieselben Vorgänge wiederholen sich nach entsprechenden Zwischenräumen mit dem zweiten Embryo (*e''*), dessen Geburt ebenfalls der Eintritt eines schon frühzeitig sichtbaren Eies (*ei'*) in den Uterus folgt, dann dem dritten und endlich vierten. Die Entwicklung des jeweilig ältesten Embryos, also des zweiten nach der Geburt des ersten, des dritten nach dem Freiwerden des zweiten u. s. w., verläuft rasch, so dass die Geburt erfolgt, noch ehe seine „Mutter" die normale Grösse erreicht hat; daher sind die Thiere um so kleiner,

je weniger Embryonen sie umschliessen, eine Erscheinung, die nicht etwa auf die geringere Ausdehnung des Uterus zurückzuführen ist, da ja Thiere mit ganz leerem Uterus viel grösser sein können.

V. Das Verhältniss der Embryonen zu einander.

Prüfen wir die von Wagener und Metschnikoff aufgestellten Ansichten über das gegenseitige Verhältniss der Embryonen von *Gyrodactylus* zu einander, so ist Wagener's Annahme, dass der zweite bezw. dritte und vierte Embryo aus „Furchungskugelresten" hervorgehen, in gewissem Grade zutreffend, nur sind es nicht für den betreffenden Embryo von vorn herein bestimmte Zellen, die längere Zeit in Ruhe verharrten und deshalb als parthenogenetisch sich entwickelnde Eier des ersten Embryos bezeichnet werden könnten. Metschnikoff hat deshalb in so weit Recht, als er bestreitet, dass besondere Furchungskugelreste für „Enkel" und „Urenkel" ausschliesslich reservirt bleiben, und betont, dass sie mit der „Tochter" aus einem Ei hervorgehen; er irrt aber, wenn er das lange Sichtbarbleiben von Furchungszellen in Abrede stellt und die Embryonen sich erst nachträglich aus der gemeinschaftlichen Masse der unter sich ganz ähnlichen Embryonalzellen differenziren lässt.

Wir sahen, dass alle vier Embryonen aus einem einzigen Ei entstehen; die Verschiedenheit in ihrer Entwicklungsstufe ist die Folge der eigenartigen Furchung.

Die Fortpflanzung des *Gyrodactylus* lässt sich als „natürliche Merogonie" bezeichnen, d. h. eine Entstehung mehrerer Individuen aus den Theilstücken eines Eies, deren Möglichkeit zuerst Boveri (1895) experimentell am Ei des Seeigels nachgewiesen hat. Nur entwickeln sich bei *Gyrodactylus* die vier Individuen nicht gleichzeitig und neben einander.

Schon Metschnikoff zog die Entwicklung von *Monostomum mutabile* Zed. zum Vergleiche heran. Hier zerfällt die Masse der Embryonalzellen in 2 Partien, von denen die äussere das Flimmerkleid, die innere die Redie liefert. Der „*Gyrodactylus*-Tochter" entspricht das Flimmerkleid, dessen individuelle Selbständigkeit durch die Augen und das Tastorgan bewiesen wird, dem „*Gyrodactylus*-Enkel" die Redie.

Vergleichen wir die Entwicklung von *Distomum hepaticum* mit der von *Gyrodactylus* und *Monostomum*, so entstehen auch hier Sporocyste, Redie und Cercarie aus dem Material eines einzigen Eies,

aber sie weichen in Bau und Lebensweise erheblich von einander ab, die eine Form ist völlig entwickelt, während die folgende noch auf dem Stadium gänzlich undifferenzirter Zellen steht, und endlich kommt nur die Cercarie bis zum geschlechtsreifen, dem Elternthier gleichen Organismus. Dadurch entsteht der Eindruck, dass es sich um verschiedene Generationen handelt, die als Eltern und Kinder zu einander in Beziehung stehen und von denen letztere parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern entstammen, kurzum wir bedenken uns nicht, einen solchen Entwicklungsmodus als Heterogonie zu bezeichnen.

Dass aber eine scharfe Grenze zwischen „Furchungskugelresten" und „parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern", zwischen Merogonie und Heterogonie nicht gezogen werden kann, das dürfte die Entwicklung von *Gyrodactylus* beweisen.

Literaturverzeichniss.

Boveri, Th. (1895), Ueber die Befruchtungs- und Entwickelungsfähigkeit kernloser Seeigel-Eier und über die Möglichkeit ihrer Bastardirung, in: Arch. Entw.-Mech., V. 2.

Carnoy et Lebrun (1899), La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens, in: La Cellule, V. 16.

Flemming, W. (1874), Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Eikern der Teichmuschel, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 10.

Gardner, Blanche (1901), Studies on growth and cell division in the root of Vicia faba, in: Publ. Univ. Pennsylvania, Philadelphia, V. 2, 2.

Goldschmidt, R. (1902), a) Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zelltheilung bei Polystomum integerrimum Rud., in: Z. wiss. Zool., V. 71.

—, b) Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte des Polystomum integerrimum Rud., ibid., V. 72.

Halkin, H. (1901), Recherches sur la maturation, la fécondation et le développement du Polystomum integerrimum, in: Arch. Biol., V. 18.

Hartmann, Max (1902), Studien am thierischen Ei, I., Ovarialei und Eireifung von Asterias glacialis, in: Zool. Jahrb., V. 15, Anat.

Henneguy, L. F. (1902), Sur la formation de l'œuf, la maturation et la fécondation de l'oocyte chez le Distomum hepaticum, in: CR. Acad. Sc. (Paris), V. 134.

v. Janicki, C. (1903), Beziehungen zwischen Chromatin und Nucleolen während der Furchung des Eies von Gyrodactylus elegans von Nordm., in: Zool. Anz., V. 26.

Kathariner, L. (1893), Die Gattung Gyrodactylus v. Nrdm., in: Arb. zool.-zoot. Inst., Würzburg, V. 10.

— (1899), Ueber das Vorkommen von Gyrodactylus v. Nrdm. im Salzwasser, in: Zool. Anz., V. 22.

Leydig, F. (1855), Ueber Cyclas cornea Lam., in: Arch. Anat. Physiol.

List, Th. (1896), Beiträge zur Chemie der Zelle und Gewebe, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 12.

Metschnikoff, El. (1870), Embryologisches über Gyrodactylus elegans, in: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg, V. 14.

v. Nordmann, Al. (1832), Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere, Heft 1, Berlin.

Rohde, E. (1903), Untersuchungen über den Bau der Zelle, I. Kern und Kernkörper, in: Z. wiss. Zool., V. 73.

v. Siebold, Th. (1849), Gyrodactylus, ein ammenartiges Wesen. ibid., V. 1.

van Beneden, P. J. (1858), Mémoire sur les vers intestinaux, in: Suppl. CR. Acad. Sc. (Paris).

Wagener, G. (1860), Ueber Gyrodactylus elegans von Nordmann, in: Arch. Anat. Physiol.

Zeller, E. (1872), Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau des Polystoma integerrimum, in: Z. wiss. Zool., V. 22.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit dem Zeichenapparat und Vergr. 1160 entworfen; nur die Figg. 25 und 26 bei Vergr. 580.

Tafel 26.

Fig. 1. Ein Ei im Ootyp, Keimfleck in Auflösung; eine zweite Ei-(Dotter)zelle ist im Begriff mit der erstern zu verschmelzen. Totalpräparat. Boraxkarmin.

Fig. 2. Ein Ei im Ootyp; der Keimfleck enthält mehrere Vacuolen. Totalpräparat. Boraxkarmin.

Fig. 3. Der Keimfleck ist in Auflösung begriffen. Schnitt 5 μ. Eisenhämatoxylin.

Fig. 4. Der Keimfleck ist aufgelöst, das Chromatin tritt in Form feiner Körnchen in den Kernraum aus. Totalpräparat. Boraxkarmin.

Fig. 5. Schnitt (5 μ) durch ein Ei, bei dem die Chromosomen der ersten Richtungstheilung ausgebildet sind. Vier von den acht liegen im Schnitt. Spindelfasern sind nicht deutlich; an der Stelle des centralen Spindelpols eine scharf umgrenzte helle Stelle (*c* Centrosoma). Die calottenförmige Partie verdichteten Dotters erscheint als dunkel gefärbte Sichel. *s* chromatische Substanz des Samenkernes. Eisenhämatoxylin.

Fig. 6. Erste Richtungsspindel ausgebildet. Die Spindelfasern sind eben angedeutet; dem centralen Pol der Spindel entspricht ein Centrosoma (*c*), während das periphere in eine Vorwölbung des Plasmas der Eioberfläche (*rk*) fällt. Letztere ist vom Beobachter abgekehrt. Totalpräparat. Boraxkarmin.

Fig. 7. Die stäbchenförmigen Chromosomen der zweiten Reifetheilung sind sichtbar. Der Kopf des Spermatozoons (*s*) schickt sich zur Theilung an. Totalpräparate. Boraxkarmin.

Fig. 8. Ei unmittelbar nach der zweiten Reifetheilung. Im Ei liegen vier, deutlich aus Körnchen zusammengesetzte Chromosomen und ein

helles, scharf umschriebenes Gebilde s (Samenkern ?); aussen liegen dem Ei die zwei Richtungskörperchen an. Totalpräparate. DELAFIELD's Hämatoxylin.

Tafel 27.

Fig. 9. Schnitt (5 μ) durch ein Ei nach der zweiten Reifetheilung. Im Protoplasma zwei grössere, runde, von einem schmalen hellen Hof umgebene Körper (♀), aus der Umwandlung der im Ei verbliebenen Chromosomen der zweiten Reifungstheilung hervorgegangen. Die zwei andern liegen auf zwei weitern Schnitten. Die zwei kleinern, ebenfalls von einem hellen Hof umsäumten Chromatinkugeln (♂) entstammen dem Spermakopf. Nach innen von ihnen zwei weitere kleine, intensiv gefärbte Körnchen c, wohl das getheilte Centrosoma des Samenkernes. Eisenhämatoxylin.

Fig. 10. Ei nach der Reifung und Befruchtung mit acht von je einem hellen Hof umgebenen und auf zwei Gruppen vertheilten Chromatinkugeln. Totalpräparat. DELAFIELD.

Fig. 11. Die hellen Höfe sind zu einem — hier in eine Ebene projicirten — gelappten Kern zusammen geflossen. Das Chromatin ist auf die Nucleolen beschränkt. Totalpräparat. DELAFIELD.

Fig. 12. Die Zahl der Chromatinnucleolen ist auf zwei (n) reducirt. Chromatin ist in Körnchenform im Kernraum vertheilt. Ausserdem findet sich darin ein grosser Plastinkörper (n'). Totalpräparat. Boraxkarmin.

Fig. 13. Vorgerücktes Stadium der Auflösung der Nucleolen. Totalpräparat. Boraxkarmin.

Fig. 14. Die zwei ersten Furchungszellen mit den zweitheiligen Nucleolen. Totalpräparat. DELAFIELD.

Fig. 15. Vierzellenstadium. Totalpräparat. Boraxkarmin.

Fig. 16 u. 17. Zwei verschiedene Bilder der Auflösung der Nucleolen. Totalpräparat. DELAFIELD.

Fig. 18. Die zwei grossen Zellen des Fünfzellenstadiums. Schnitt 5 μ. Iodgrünfuchsinfärbung. n hellrot, n' blau. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin färbte sich n' nur blass, n dagegen tief blauschwarz.

Tafel 28.

Fig. 19. Die zwei ersten Furchungszellen kurz nach der Theilung. Aus den Chromosomen der Theilungsspindel beginnt der Ruhekern sich zu reconstruiren. Totalpräparat. Boraxkarmin.

Fig. 20. Ei vor Ausbildung der Furchungsspindel. Männlicher und weiblicher Kern sind hier noch getrennt, das Chromatin ist in beiden in Form feiner Körnchen vertheilt. Totalpräparat. Boraxkarmin.

Fig. 21. Eine der beiden Furchungszellen, kurz vor der Ausbildung einer Theilungsspindel. Das Chromatin ist, nach Auflösung aller Nucleolen,

in Körnchenform im Raum des gelappten Kerns vertheilt. Schnitt 5 μ. Eisenhämatoxylin.

Fig. 22 a. Epibolische Gastrula. Eine grosse Zelle (*a*) ist von kleinern derart überlagert, dass sie auf einer Seite frei liegt. Die Nucleolen der meisten kleinern Zellen in Auflösung.

Fig. 22 b. Dasselbe Präparat bei tiefer Einstellung; der Umriss der Zelle *a* ist durch eine punktirte Linie angedeutet. Stadium von 18 Zellen. Totalpräparat. Delafield.

Fig. 23. Zweizellenstadium. Schnitt 4 μ. Ehrlich'sches Hämatoxylin. Mit dem blau gefärbten Nucleolus *n* hängt ein chromatisches Gebilde (*ch*) zusammen, während andere frei im Plasma liegen.

Fig. 24 a und b. Schnitte (5 μ) von einem Vierzehnzellenstadium. An dem in Auflösung begriffenen Kern der Zelle *a* bemerkt man chromatische Fäden Fig. 24 b *ch*, die aus diesen Nucleolen hervor gegangen zu sein scheinen. Der Umriss des Abschnitts der Zelle *a* (Fig. 24 b) ist in 24 a projicirt und durch eine punktirte Linie angedeutet. Delafield.

Fig. 25. Längsschnitt (15 μ) durch einen Embryo. Zahlreiche kleinere Furchungszellen umschliessen zwei grosse (a' a''). Boraxkarmin.

Fig. 26. Längsschnitt (5 μ) durch einen ältern Embryo. Eine periphere Zellenschicht (e^{I}) grenzt sich gegen eine innere (e^{II}) ab, die ihrerseits eine grosse Furchungskugel e^{III+IV} umschliesst. Die erste entspricht dem zunächst zur weitern Entwicklung kommenden Embryo, die zweite dem zweiten; die Furchungskugel e^{III+IV} enthält das Material für einen dritten, eventuell auch noch einen vierten Embryo.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Ueber die Hummeln als Zeugen natürlicher Formenbildung.

Von

H. Friese in Jena u. Prof. **F. v. Wagner** in Giessen.

Hierzu Taf. 29–30.

Die fundamentalen Formbildungsvorgänge im Thierreich sind naturgemäss zweifacher Art; entweder handelt es sich um die Morphogenesis eines einzelnen Individuums vom Keimzustande ab bis zum fertigen, geschlechtsreifen Thiere (Ontogenie), oder man fragt nach der Entstehungsweise einer Vielheit solcher Individuen, die insgesammt gleichgestaltet durch diese Gleichartigkeit eine Einheit, einen Formenkreis darstellen. Die Uebereinstimmung in der Gestaltung, die uns veranlasst, alle Individuen, die sie zeigen, in einen Formenkreis zusammenzuschliessen, ist nach der Descendenztheorie bekanntlich das Ergebniss eines mehr oder weniger langwierigen Entwicklungsprocesses, der sich in natürlicher Weise auf dem Wege einfacher Abstammung (Descendenz) von einem vorausgegangenen andersartigen Formenkreise vollzogen haben muss. Da für diesen letztern aber dasselbe gilt wie für jenen, für den ihm vorangegangenen, dem er seine Entstehung verdankt, ebenso u. s. w., ergiebt sich von selbst, dass jeder in unserer heutigen Thierwelt unterscheidbare Formenkreis seine besondere Entwicklungsgeschichte besitzen muss, durch welche die allgemeine Gleichheit in der Gestaltung der ihm zugehörigen Individuen, damit aber auch

das ihn von allen andern Formenkreisen Unterscheidende, also gerade das Specifische im Bau der bezüglichen Individuen bedingt erscheint (Phylogenie).

Wie bekannt hat Darwin die specifischen Gestaltungsverhältnisse der so ausserordentlich zahlreichen und mannigfaltigen thierischen Formenkreise als Ergebnisse elementarer Naturzüchtungsprocesse nachzuweisen versucht (1859), eine Auffassung, die durch ihre auf den ersten Blick verblüffende Ueberzeugungskraft rasch zu allgemeiner Anerkennung gelangt und auch in der Folge, wenngleich niemals ganz ohne Widerspruch, der Hauptfactor für das Verständniss der thierischen Formenverschiedenheiten geblieben ist. Erst in den letzten Jahren hat sich in diesem Zustande ein Wandel vollzogen, der über vereinzelte Gegnerschaft hinausgreift, so dass der Darwinismus in unsern Tagen wieder zu einer vielfach mit Leidenschaft umstrittenen wissenschaftlichen These geworden ist. Es ist hier nicht der Ort, zu untersuchen, welche Factoren zu dieser veränderten Stellungnahme Seitens einer Reihe von Forschern geführt haben,[1]) für unsere Zwecke genügt es, die Thatsache anzuerkennen, denn zweifellos gewinnt bei solcher Sachlage die gemeine Erfahrung doppelten Werth. Ist doch so viel sicher, dass nicht theoretische Erwägungen das endgültige Schicksal der Selectionshypothese bestimmen werden, und mögen sie noch so scharfsinnig sein, sondern nur geduldig ausharrende Beobachtung die Entscheidung zu bringen vermag. Damit legen wir aber die Hand auf den bedeutsamsten Uebelstand im Arbeitsbetriebe der modernen Zoologie, einen Uebelstand, der sich gerade für die Beurtheilung der Lehre Darwin's verhängnissvoll erweist, weil diese sich in ihrem wirksamsten Factor auf grosse, weit spannende elementare Zusammenhänge im freien Naturzustande bezieht. Was bedeutet aber das lebende Thier in seinen natürlichen Existenzbedingungen mit ihren tausendfältigen Wechselbeziehungen in der heutigen wissenschaftlichen Zoologie? Kann irgend Jemand ernsthaft glauben, das Problem der Selection in einem modernen zoologischen Laboratorium lösen zu können? Es liegt uns selbstredend fern, die Berechtigung der heute in der Zoologie maassgebenden Forschungsrichtungen antasten und die grossen Erfolge derselben irgendwie verkleinern zu wollen, aber es ist unsere Ueberzeugung, dass wie für so man-

1) Vgl. F. v. Wagner, Zur gegenwärtigen Lage des Darwinismus, in: Die Umschau, 1900, V. 4, p. 21 ff.

ches andere wichtige Problem auch für das der Selection eine hüben und drüben zwingende Entscheidung nur vom Boden unmittelbarer Naturbeobachtung, resp. einer aus dieser zu entwickelnden entsprechenden Methodik zu erwarten steht. Diese kann aber nur von einer der Anatomie, Ontogenie u. s. w. gleich berechtigten und dadurch ebenbürtigen wissenschaftlichen Biologie der Thiere geliefert werden. Dazu bedarf es freilich noch der Erledigung mancherlei und kostspieliger Vorbedingungen, für die die Zeit erst kommen muss. Um so wichtiger ist es aber unter diesen Umständen, die von zahlreichen Specialisten mit regem Eifer aufgestapelten Wissensschätze lebendig und für die grossen Fragen der Forschung nutzbar zu machen, indem man aus der reichen Fülle des vorliegenden, nur von Specialisten zu übersehenden Thatsachenmaterials Zusammengehöriges nach wissenschaftlichen Gesichtspunkten zu verbinden sucht, um so allgemeinere Gesetzmässigkeiten zu ermitteln. Diese drücken zunächst freilich nur thatsächliche Zusammenhänge aus, nicht mehr, bieten aber gerade damit Bausteine solidester Art der theoretischen Arbeit dar. Auch wird auf diesem Wege ein für beide Theile fruchtbarer Contact zwischen freier Naturbeobachtung und Laboratoriumsforschung hergestellt, denn, wenn irgendwo, ist hier der Ort, wo die Arbeitsergebnisse der Specialisten in den breiten Strom der allgemeinen Zoologie auszumünden haben.

In dem eben skizzirten Sinne wollen die folgenden Mittheilungen, die nicht den Anspruch erheben, principiell Neues zu bringen, vielmehr nur mehr oder weniger Bekanntes in neuer Beleuchtung zeigen, verstanden sein. Sie beziehen sich auf Thatsachen der Variabilität und an diese anschliessende Phänomene von Formbildung bei einer scharf umgrenzten Bienengattung, der Hummel (*Bombus*); den Abschluss bilden einige Bemerkungen über die geographische Verbreitung dieses Insectengenus, soweit dieselbe unser Thema berührt. Wir haben mit Absicht theoretische Erörterungen vermieden, auch dort, wo sie, so zu sagen, auf dem Wege lagen, weil es sich uns hier lediglich um eine Vorarbeit handelt, der erst später eine ausführliche und auf umfassenderer Grundlage sich bewegende empirisch-theoretische Bearbeitung des Gegenstandes folgen soll. Aus demselben Grunde haben wir unsere Darstellung auch ausschliesslich auf unser Object, die Hummeln, beschränkt.

1.

Unter den Insectengruppen, die Dank der eifrigen und vielfach auch von wissenschaftlichen Gesichtspunkten geleiteten Arbeit verschiedener Specialisten in den letzten Jahren eingehender erforscht worden sind, nehmen die Hummeln nicht die letzte Stelle ein. So sind wir nicht nur mit einem vorher kaum geahnten Formenreichthum dieser Hymenopterengattung bekannt gemacht worden, sondern im Zusammenhange damit auch mit zahlreichen und wichtigen Thatsachen ihres biologischen Verhaltens. Beispielsweise gestatten die erstgenannten Kenntnisse heute schon ein Bild der geographischen Verbreitung unserer Thiere zu entwerfen, das in seinen Grundzügen wohl als feststehend betrachtet werden darf, wenngleich faunistisch nur wenig oder ganz ungenügend erschlossene Gebiete der Erdoberfläche, wie Theile Central-Asiens und Südamerikas, selbstredend auch für die Hummeln als geographische Verbreitungslücken sich kenntlich machen. Weniger ergiebig ist begreiflicher Weise der Quell des biologischen Beobachtungsmaterials, denn das Aufsuchen und Sammeln neuer Formen ist eine ungleich leichtere Sache als das Zeit raubende Studium des biologischen Verhaltens derselben, von andern Schwierigkeiten ganz abgesehen. Indess ermöglicht die bisherige Ausbeute auch hier die Feststellung allgemeinerer Gesetzmässigkeiten, die Aufdeckung von Zusammenhängen, die sich auf breiterer Grundlage in der Folge für theoretische, z. Z. lebhaft erörterte Fragen bedeutsam erweisen dürften, aber auch an sich der Beachtung werth erscheinen.

Werfen wir zunächst einen Blick auf die Formenmannigfaltigkeit der Hummeln, so weit sich dieselbe in den aufgestellten Arten ausprägt, so betrug schon 1896 nach den gewissenhaften Zusammenstellungen Dalla Torre's [1]) die Zahl der als Species unterschiedenen recenten Formen der Gattung *Bombus* 222, darunter allerdings einige äusserst mangelhaft beschriebene, deren Selbständigkeit daher mehr oder weniger zweifelhaft erscheint; hierzu kamen noch 6 fossile Arten. Seither sind von Cockerell [2]) 4 neark-

1) Vgl. Dalla Torre, Catalog. Hymenopt., V. 10, Leipzig 1896, p. 503 ff.

2) Vgl. Cockerell and Porter, in: Ann. Mag. nat. Hist., 1899, V. 4, p. 386 ff.

tische und von Friese[1]) für das arktische Gebiet 9, aus der neotropischen Region 7 neue Arten nachgewiesen worden, so dass wir augenblicklich 247 verschiedene Hummelformen zählen. Indess unterliegt es keinem Zweifel, dass die Zahl der thatsächlichen Arten erheblich geringer ist, da in früherer Zeit mancherlei Formenverschiedenheiten den Werth von Speciesdifferenzen zuerkannt erhielten, denen unsere heutigen, wesentlich erweiterten Kenntnisse solche Tragweite durchaus versagen müssen. Diese Einsicht gründet sich auf die immer schärfer und zugleich allgemeiner hervorgetretene Thatsache, dass die Hummeln eine sehr variations- und daher auch sehr adaptionsfähige Insectengruppe darstellen. Diesen Verhältnissen wollen wir im Folgenden näher treten.

Die Variabilität der Hummeln basirt in erster Linie und im umfassendsten Maasse auf der grossen Veränderlichkeit des Haarkleides dieser Thiere, das nach Qualität, Dichte, Färbung und Zeichnung die mannigfaltigsten Modificationen gestattet; die hierin zu Tage tretenden zahlreichen Variationen sind naturgemäss nicht nur die verbreitetsten, sondern auch die sinnfälligsten. Neben diesen, ihnen gegenüber aber weitaus seltener finden sich individuelle Schwankungen bei den Hummeln auch in der Färbung des Chitins; diese betreffen Beine und Flügel, und zwar scheint es nach den bisherigen Erfahrungen, dass entweder diese oder jene, nicht aber beide Organe innerhalb einer Gruppe abändern, so dass also die Variabilität dieser verschiedenen Organe unabhängig von einander sich bethätigen würde. Wir erinnern hier zum Belege einerseits an *Bombus terrestris xanthopus* aus Corsica, bei welcher Hummel das Chitin der Extremitäten eine bald mehr bald weniger ausgeprägt rothe Färbung annimt, andrerseits an *Bombus hortorum argillaceus*, eine mediterrane Form, die durch entsprechende Modificationen des Chitins dunkle Schattirungen der Flügelfärbung darbietet.

Die Variationsfähigkeit unserer Thiere erstreckt sich indess auch auf specifisch biologische Verhältnisse, wie die Flugzeit der Königinnen, und im Zusammenhang damit auf den natürlichen Abschluss des Lebenscyclus derselben. Das folgende Beispiel mag dies kurz illustriren:

Bombus terrestris L. erscheint bei Innsbruck oft Mitte März in

1) Vgl. Friese, in: Fauna arctica, 1902, V. 2, p. 495—496, tab. und in: Z. syst. Hym. Dipt. 1903, p. 253.

seinen frühesten Exemplaren, und noch Mitte April zeigen sich frische Weibchen, die durch tadellos erhaltenen Habitus und besonders durch das Fehlen der Wachsplättchen auf ein erst kürzliches Auferstehen aus dem Winterschlaf hinweisen. Diese ungewöhnliche Variationsbreite ist gewiss nicht nur das Ergebniss von klimatischen Einflüssen, sondern dürfte wohl auch als eine Schutzeinrichtung erhalten bleiben, um den Gefahren plötzlicher Witterungsumschläge im Frühling wirksam begegnen zu können. Aehnlich verhalten sich auch *B. hortorum* und andere.

All diesen fluctuirenden Eigentümlichkeiten gegenüber erweisen sich indess gewisse Charaktere, wie die Beschaffenheit des Kopfes, der Bau der Mundwerkzeuge (Rüssel) und des männlichen Genitalapparats sowie der allgemeine Habitus, als auffallend constantere Bildungen, so dass man schlechthin von variablen und (relativ) constanten Merkmalen sprechen kann, die im Hinblick auf ihre Qualität vielleicht, wie bereits von anderer Seite geschehen, am Besten als biologische und morphologische Merkmale unterschieden werden können.[1])

Letztere sind selbstredend allein geeignet als Criterien zur Bestimmung und Unterscheidung von Arten verwendet zu werden.

Wenden wir uns nun zu den Thatsachen der Variabilität bei den Hummeln in Bezug auf ihre elementare Erscheinungsweise am Haarkleid, so wurde schon auf die verschiedenen Factoren hingewiesen, die dabei in Betracht kommen. Wir wollen der Einfachheit halber hier nur den augenfälligsten derselben, die Färbung, in Betracht ziehen und die grosse Variationsbreite dieses Merkmals an dem vielleicht anschaulichsten Beispiel, das wir heute kennen, dem *Bombus variabilis* Schmiedk. aus der paläarktischen Fauna, darlegen.

In Fig. 1—8 (Taf. 29) wurden 8 verschieden gefärbte Königinnen [2]) (♀♀) dieser einen Species, in eine Reihe von der hellsten bis zur dunkelsten gebracht, abgebildet:

Fig. 1 zeigt den *Bombus variabilis* in seinem hellsten Colorit,

1) Vgl. die Unterscheidung von Organisations- und Anpassungsmerkmalen in der Botanik bei v. Wettstein, Der Neo-Lamarckismus und seine Beziehungen zum Darwinismus, Jena 1903.

2) Wir erwähnen hier ein für alle mal, dass wir — ihrer Grösse und relativen Beständigkeit halber — nur ♀♀ (Königinnen) abgebildet haben.

wodurch er dem *B. muscorum* F. (*cognatus* aut.) täuschend ähnlich sieht (und nur durch seine struppige Behaarung und geringere Grösse auffällt) — *var. staudingeri* D. T. (Alpen).

Fig. 2 ebenso, aber der Thorax oben mit zahlreichen eingemengten schwarzen Haaren — *var. sordida n. var.*

Fig. 3 ebenso, aber Thorax oben schwarz behaart — *var. notomelas* Schmidkn. (Thüringen).

Fig. 4 Körper durchweg rostroth behaart, auf dem Abdomen oft mit mehr oder weniger eingemengten schwarzen Haaren — *var. ferruginea n. var.* (Griechenland).

Fig. 5 ebenso, aber braun behaart, Thoraxseiten fast schwarz — *var. fuliginosa n. var.*

Fig. 6 Körper schwarzbraun behaart, Abdomen mit mehr oder weniger hellen Haaren oder selbst Binden — *var. fusca n. var.*

Fig. 7 Körper fast schwarz behaart, Abdomenende und meist auch Thoraxseiten mit hellen Haaren — *var. thuringiaca n. var.* (Thüringen).

Fig. 8 Körper schwarz behaart, nur Abdomenende mit einzelnen hellen Haaren — *var. tristis* Seidl. (Ungarn).

Die weitgehenden Färbungsdifferenzen dieser Varianten treten nach den übereinstimmenden Angaben verschiedener Beobachter (Schmiedeknecht, Hoffer, Handlirsch) gelegentlich noch an den Insassen (♂ und ♀) eines und desselben Nestes zu Tage, in verschiedenen Mischungen aber ganz allgemein auf, so dass man Gelegenheit hat, auch extrem gefärbte Individuen in einem Neste zu finden. Derartige Vorkommnisse zeigen demnach noch ein mehr oder weniger indifferentes Walten der Variabilität, ihre Verschiedenheiten sind labile individuelle Modificationen, die insgesammt ohne Ausnahme in derselben Gegend beobachtet werden können, wie dies z. B. in Thüringen der Fall ist.

Es ist aber von Interesse, gleich an dieser Stelle darauf hinzuweisen, dass sich alle diese Variationen, wie unsere Reihe zeigt, von einem durch indifferente, verwaschen mattfarbige Zeichnung charakterisirten Zustand ableiten lassen, der sich dadurch unzweideutig als das ursprünglichste Verhalten ausweist. Allerdings ist ein gewisses Maass von Verschwommenheit für das Farbenkleid von *B. variabilis* allgemein typisch, indess giebt es andere Hummelarten, bei welchen diese störende Eigenthümlichkeit fehlt, so dass die Färbungsdifferenzen wie z. B. bei *B. soroensis, B. kirbyellus* u. a. weit schärfer, am schärfsten wohl bei *B. terrestris* hervortreten.

Untersucht man die geschilderten Verhältnisse an umfangreichem Material, so zeigt sich bald, dass innerhalb mancher Gebiete eine Färbungsweise von *B. variabilis* vorherrscht oder gar fast ausschliesslich dominirt und dadurch für die Individuen, die die betreffenden Gegenden bewohnen, charakteristische Bedeutung gewinnt; in solchen Fällen kommt eine bestimmte Variante innerhalb eines begrenzten Territoriums allgemeiner und constanter zur Ausbildung und erhält so besondern Werth. So bevorzugt der *B. variabilis* in den Alpengegenden die hellern Farben (*var. staudingeri*, *var. sordida*), in Thüringen mittlere Farben (*var. notomelas*, *var. thuringiaca*), in Griechenland die rothe (*var. ferruginea*) und in Ungarn die dunkelsten (*var. tristis*).

Damit sind die Wege gegeben, auf welchen die Variabilität zur Ausbildung von Varietäten führt, die sich natürlich um so zahlreicher und verschiedenartiger werden einstellen können, je grösser die Variationsbreite ist und je weiter die Grenzen gesteckt sind, die das Verbreitungsgebiet der variirenden Art umschliessen. Je mehr das Auftreten einer bestimmten Variation überwiegt und sich fixirt, desto schärfer muss diese als charakteristisches Merkmal zur Geltung kommen, um schliesslich im Verbreitungsgebiete seiner Träger diese zur typischen Form, zur Local-Varietät, auszuprägen. Abgesehen von den schon oben von *B. variabilis* gemeldeten Localformen seien als gute Beispiele des geschilderten Verhaltens hier noch genannt: *B. pratorum var. styriaca* Hoffer, *B. hortorum var. nigricans* Schmiedk. und *B. latreillellus* mit den beiden Varietäten *borealis* Schmiedk. und *germanica* Friese. Wesentlich für alle derartigen Fälle ist, dass wir immer im Stande sind, durch Heranziehung von Vertretern derselben Art aus verschiedenen Gegenden die Varietäten als solche nachweisen können, indem dieselben unter einander durch Uebergangsformen verbunden erscheinen.

Für die bisher erörterten Vorkommnisse gilt als allgemeine Regel, dass die an der Brut in Erscheinung tretenden Variationen von einer Mutter (Königin), also aus demselben Neste, herstammen oder doch herstammen können. Es lassen sich aber bei *Bombus* auch andere Formenreihen zusammenstellen, die dadurch charakterisirt sind, dass jedes einzelne Glied derselben von einer besondern Mutter seinen Ursprung nimmt, die verschiedenen Glieder der Reihe mithin auch verschiedenen Nestern entspringen. Auch diese Verhältnisse wollen wir an einem markanten Beispiel betrachten. Die bekannte Gartenhummel *B. hortorum* L.,

welche durch die auffallende Verlängerung ihres grossen Kopfes sowie ihrer Mundwerkzeuge (Rüssel) eine so extreme Stufe der Anpassung an den Blumenbesuch bekundet, dass sie als die höchst stehende Hummelspecies betrachtet wird, besitzt eine weite Verbreitung und zeigt dabei eine Anzahl geographisch localisirter Formenverschiedenheiten. Die am weitesten ausgebreitete Form dieser Art, die auch Linné zur Aufstellung und Charakteristik seiner Species *B. hortorum* vorgelegen hat, ist in Fig. 11 (Taf. 29) abgebildet. Die folgenden Bilder dieser Figur (12—16) zeigen dasselbe Thier der Reihe nach aus der mediterranen Region bis Graz und Innsbruck (12), aus England (13), aus dem Alpengebiet in Höhen von 1400 bis 2000 m vorkommend (14)[1]), aus der arktischen Region in Norwegen längs der Gebirgskämme nach Süden vordringend [Dovre Fjeld (15)] und endlich auf Corsica (16).[2])

Bombus hortorum L. gehört zu den grössern Arten (Fig. 11) und zeigt eine schwarze Grundbehaarung, bei welcher der Thorax vorn und hinten sowie das Abdomen auf Segment 1 gelb behaart sind, die Analsegmente 4—6 aber weisse Behaarung tragen.

Fig. 12 bietet den *B. hortorum argillaceus*, der wie 11 gefärbt ist, aber bei ganz schwarz behaartem Abdomen auch noch blauschwarze Flügel hat.

Fig. 13 giebt den *B. hortorum fidens*, bei welchem nur schwarze Behaarung den ganzen Körper kleidet, gelbe und weisse Behaarung sind geschwunden, doch kommen oft Exemplare vor, deren Analsegmente noch weissliche Haare tragen.

Fig. 14 präsentirt den alpinen *B. hortorum opulentus*, der einem *hortorum* (11) mit ganz gelb behaartem Thorax gleicht,

Fig. 15 den arktischen *B. hortorum consobrinus*, der wie *opulentus* (14) gefärbt ist, aber seine gelbe Behaarung ist intensiv fuchsroth geworden und bekleidet ausser der Thoraxscheibe noch Segment 1—2.

Fig. 16 weist endlich den *B. hortorum corsicus*, der sich wohl am weitesten von der Stammform entfernt und bei schwarzer Körperbehaarung nur einen roth behaarten After (Segm. 4—6) zeigt.

1) Nebenbei bemerkt besonders auf Vertretern der Pflanzengattung Aconitum sammelnd, deren geographische Verbreitung mit derjenigen der Hummeln durchaus parallel zu gehen scheint.

2) Diesen Typen werden wohl noch weitere aus dem asiatischen Gebiete folgen.

Wie schon hervorgehoben wurde, werden niemals in einem Neste irgend einer dieser verschiedenen Formen Vertreter verschiedener, sondern immer nur einer derselben angetroffen und zwar desjenigen Gliedes, dem das Nest angehört, keines andern. Daraus folgt nothwendig, dass die unterschiedenen sechs Formen von *B. hortorum* eine gewisse Specificität besitzen müssen, die berechtigt, sie, wie dies in der obigen Beschreibung zum Ausdruck gekommen ist, besonders zu benennen und dadurch von einander zu unterscheiden. Dass aber die unterschiedenen Formenkreise durchaus zusammen gehören und nur constant gewordene Variationen desselben Themas *B. hortorum* L. darstellen, beweist die bis ins Einzelne reichende Uebereinstimmung in den wichtigsten morphologischen Merkmalen, vor Allem der völlig gleich gestaltete Bau des grossen langgestreckten Kopfes mit seinem mächtig verlängerten Rüssel, ein Verhalten, das in der Hummelfauna Europas überhaupt nicht wiedergefunden wird, ferner die Gleichheit in der Beschaffenheit des männlichen Genitalapparats. Aber auch die Verschiedenheiten in der Färbung und Zeichnung, die eben jene Aufstellung differenter Typen veranlasst hat, geben ein beredtes Zeugniss für die Einheitlichkeit und Zusammengehörigkeit dieser Typen ab, denn sie bewegen sich innerhalb der Variationsgrenzen, die auch bei einigen andern Hummelarten, z. B. *B. pratorum*, *B. confusus*, *B. soroensis*, *kirbyellus* u. A., zu beobachten sind, wo jene Verschiedenheiten aber noch keinen oder nur partiell constanten Charakter repräsentiren. Eine Eigenthümlichkeit dieser Art liegt speciell auch in der Ausbildung sog. weiss-, roth- und schwarzafteriger Formen vor.

Interessant ist die Thatsache, dass auch innerhalb der verschiedenen Formenkreise von *B. hortorum* die bei Hummeln häufige Erscheinung mannigfach wechselnder gelber Behaarung auftritt, ohne dass hierin eine gerichtete oder fixirende Tendenz zum Ausdruck kommt, so dass in Hinsicht auf dieses Merkmal wieder mehr oder weniger ausgedehnte indifferente Variabilität herrscht und daher verschiedene Variationen in demselben Neste neben einander zu Tage treten.

Verhältnisse wie die im Vorstehenden von *B. hortorum* angegebenen stehen nicht vereinzelt da, sondern konnten in fast paralleler Ausbildung jüngst für 7 weitere paläarktische[1]) und 2 nordische

1) Vgl. H. Friese, in: Fauna arct., 1902, V. 2, p. 495—496 und tab. 3, fig. 1, 11, 12 und fig. 5, 5a, 8 u. 10, 10a.

Hummelarten nachgewiesen werden, stellen mithin sicherlich allgemeinere Gesetzmässigkeiten dar und geben so nicht unwichtige Fingerzeige für die Klarstellung der natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse unsrer Thiere.

Ueberblicken wir die im Vorstehenden behandelten Thatsachen der Variation bei Hummeln, so zeigt sich einerseits eine allgemeine indifferente Variabilität, aus welcher aber durch Bevorzugung und Fixation einzelner bestimmter Variationen typische Varietäten hervorgehen können, die sog. Local-Varietäten, andrerseits neben dieser, die in wechselndem Umfange dabei bestehen bleibt, die Existenz specifischer und darin relativ constanter Formenkreise, die, zwar ebenfalls local gesondert, sich von den Local-Varietäten, indess dadurch wesentlich unterschieden, dass sie nicht wie diese durch Uebergangsformen mit einander verknüpft, sondern mehr oder weniger scharf geschieden sind. Ehe wir uns der Frage nach dem Verhältniss dieser beiden Erscheinungsreihen zuwenden können, ist die Vorfrage zu erledigen, ob die unterschiedenen specifischen Formenkreise den Werth besonderer Arten haben oder nicht. Um hierauf eine befriedigende Antwort zu erhalten, bedarf es heute, wo wir wissen, dass die Species wie alle andern systematischen Kategorien eine künstliche Abstraction ist, keiner umständlichen Auseinandersetzungen mehr. Wir betrachten, den trefflichen Ausführungen, die jüngst Döderlein gegeben hat,[1]) folgend, als zu einer Art gehörig alle „Exemplare, welche der in der Diagnose festgestellten Form entsprechen, ferner sämmtliche davon abweichenden Exemplare, die damit durch Zwischenformen so innig verbunden sind, dass sie sich ohne Willkür nicht scharf davon trennen lassen, endlich auch alle Formen, die mit den vorgenannten nachweislich in genetischem Zusammenhang stehen." Für unsern Fall kommt nur die letzte Bedingung, der Nachweis des genetischen Zusammenhanges, in Betracht. Wer auf dem Boden der Abstammungslehre steht und die vorliegenden Befunde vergleichend betrachtet, wird keinen Augenblick zweifeln, dass die geforderte Voraussetzung hier zutrifft. Aber auch von einer andern Seite her, der rein praktischen, kommen wir im Effect zu demselben Ergebniss, denn es giebt, wie Döderlein weiter darlegt, zahlreiche Formen, „die sich zwar sicher von einander ab-

1) Vgl. L. Döderlein, Ueber die Beziehungen nahe verwandter „Thierformen" zu einander, in: Z. Morphol. Anthropol., 1902, V. 4, p. 410 ff.

grenzen und unterscheiden lassen, die also durchaus Artenwerth haben, deren Unterschiede aber so geringfügiger Natur sind, dass man sie ungern als getrennte Arten behandelt." Dass die Unterschiede, auf Grund welcher wir die 6 Formenkreise von *B. hortorum* L. aufzeigten, in der That „geringfügiger Natur" sind, lässt sich leicht nachweisen, denn es handelt sich hierbei lediglich um constant gewordene Merkmale mehr oder weniger allgemein variablen Charakters, um Merkmale, die der Beschaffenheit des Haarkleides entnommen sind, das in jeder Hinsicht den veränderlichsten Factor am Hummelkörper darstellt und auch dort ähnliche Abänderungen hervorgehen lässt, wo die morphologische Uebereinstimmung fehlt. Dieser Umstand allein, die bei geringer, wenn auch constanter biologischer Differenz scharf ausgeprägte, morphologische Uebereinstimmung aller unterschiedenen Formenkreise, scheint uns einen zwingenden Grund für die Zusammengehörigkeit der letztern unter *Bombus hortorum* L. abzugeben. Wir schliessen uns wieder Döderlein an, wenn wir die in Rede stehenden Varianten als Subspecies (Unterart) bezeichnen und uns zu ihrer Benennung der ternären Nomenclatur bedienen. Wir unterscheiden demnach von *Bombus hortorum* L. die 5 Unterarten als

Bombus hortorum argillaceus Scop.,
Bombus hortorum fidens Harr.,
Bombus hortorum opulentus Gerst.,
Bombus hortorum consobrinus Dahlb.,
Bombus hortorum corsicus Schulth.

Treten wir nun an unsere Frage nach dem Verhältniss von Localvarietäten und Subspecies heran, so wollen wir uns zunächst nochmals die trennenden Unterschiede vergegenwärtigen. Wir fanden dieselben in zwei Besonderheiten. Erstlich darin, dass Localvarietäten immer durch Uebergangsformen unter einander und mit einer nachweisbaren oder muthmaasslichen indifferenten Ursprungsform verbunden sind, wodurch eine scharfe Sonderung unmöglich wird und die Zugehörigkeit zu einem Artkreis mehr oder weniger evident erscheint. Dem gerade entgegengesetzt fehlt bei den Subspecies jede Verknüpfung durch transitorische Mittelformen, weshalb sich scharfe Trennung und Unterscheidung von selbst aufdrängt. Das zweite Criterium bot sich darin, dass — extrem gesagt — in der erstern Reihe sämmtliche oder doch eine grössere oder geringere Anzahl der überhaupt vorkommenden Variationen an der Bevölkerung eines Nestes zu Tage kommen, mithin von einer

Mutter (Königin) herstammen, während bei den Unterarten stets nur eine, nämlich die für die Subspecies, der das Nest angehört, charakteristische Modification auftritt, die dann aber an allen Insassen des betreffenden Nestes erscheint, von derselben Mutter demnach auch nur eine Nachkommenschaft mit einer Variante producirt werden kann, nämlich derjenigen, die für die Unterart, der die Königin (♀) zugehört, specifisch ist. Prägnanter kann man dies vielleicht so ausdrücken, dass man gleichnestrige (homonide) und ungleichnestrige (heteronide) Formen unterscheidet, dahin charakterisirt, dass jede Königin (♀) homonider Formen alle (oder doch mehrere) Varianten hervorzubringen vermag, die Königinnen heteronider Formen aber immer nur die eine, die der Unterart entspringt, welcher die Königin entnommen ist. So präcis nun auch in dieser Weise Localvarietäten und Subspecies von einander unterschieden erscheinen, so ist diese Differenz doch nur eine künstliche, die Angesichts der Thatsachen des Naturlebens früher oder später hinfällig wird.[1]) Denn für unsere obige Frage kann es keine andere Antwort geben als die, dass Local-Varietät und Subspecies nur zwei verschiedene Etappen auf dem Wege zu specifischer Formenbildung sind, zwei Entwicklungsstadien in dem Sinne, dass die Varietät einen jüngern, frühern, die Unterart einen ältern, spätern Zustand darstellt. Es ist nicht nöthig, dies hier näher auszuführen, denn das thatsächliche Verhalten spricht klar genug. Demnach handelt es sich nur darum, auf welcher Stufe des ganzen Entwicklungsganges wir gerade eine Thiergruppe antreffen oder in Folge noch unzureichender Kenntnisse anzutreffen glauben, um dieselbe als Varietät, Subspecies oder gar als Art zu classificiren, wieder ein Beleg dafür, wie wenig alle diese systematischen Sonderungen vor der Wirklichkeit zu bestehen vermögen.

2.

Handelte es sich bei unsern bisherigen Betrachtungen um Modificationen innerhalb der Angehörigen einer morphologisch fixirten Species, also um echte Variationserscheinungen, so betreffen die folgenden Angaben Thatsachen von Umbildungen, die sich an verschiedenen Arten vollziehen und zwar in derselben Richtung, so dass eine Anähnlichung differenter Formen Platz

1) Was natürlich ihren Werth für die Praxis nicht berührt.

greift, die nicht selten recht weit geht. Derartige Phänomene, die man als Convergenzerscheinungen bezeichnet, resultiren aus dem gleichförmig veränderten Einfluss des Milieu, ohne dass wir freilich im Stande wären, aus dem Complex der darin einbegriffenen Factoren die wirklichen Ursachen namhaft zu machen. Die ganze Erklärungsweise ist eben nicht mehr als ein Verlegenheits-Nothbehelf, der unsere Unwissenheit nur dürftig verhüllt.

Das bezeichnendste Beispiel convergenten Verhaltens in der Hummelwelt liefern die beiden Arten *B. hortorum* L. und *B. terrestris* L., am bezeichnendsten deshalb, weil es sich dabei um zwei so entgegengesetzte Formen handelt, dass sie geradezu Extreme darstellen. Diese werden auf Corsica durch convergente Umbildung in Folge von Milieueinflüssen einander so ähnlich gestaltet, wie dies zwischen *B. terrestris xanthopus* Kriechb. und *Bombus hortorum corsicus* Schulth. der Fall ist, die auf Taf. 29 Fig. 16 u. 18 abgebildet sind. Beide Formen weisen übereinstimmend einen schwarz behaarten Körper auf, der nur auf Segment 4—6 intensiv behaart ist; der *Bombus xanthopus* zeigt ausserdem noch rothe Chitinfärbung der Beine. Ein Vergleich der in Rede stehenden corsicanischen Formen mit typischen Exemplaren beider Arten aus unsern Gegenden (Taf. 29 Fig. 11 u. 17) lässt den gleichsinnig abändernden Einfluss der Umgebung klar und deutlich erkennen. Derartige Gebiete kann man als homomorphisirende Regionen bezeichnen, ein Ausdruck, der nach dem Vorausgegangenen keiner weitern Erläuterung bedarf.

Der homomorphisirende Einfluss der corsicanischen Natur hat indess mit der interessanten Aehnlichkeit der beiden extremen Hummelarten keineswegs seine höchste Wirkungsgrösse erreicht, vielmehr hat sich gezeigt, dass dieser Einfluss sogar Differenzen von Gattungen bis zu einem gewissen, übrigens nicht geringen Grade auszugleichen im Stande ist. Bekanntlich scheidet die heutige Systematik die Hummeln in 2 scharf getrennte Gattungen, *Bombus* (Hummel) und *Psithyrus* (Schmarotzerhummel), scharf getrennt sowohl in biologischer wie in morphologischer Beziehung, indem die Arten des letztern Genus nicht frei, sondern parasitisch leben und im Einklang damit des für *Bombus* charakteristischen Sammelapparats entbehren. Diese Charaktere finden sich natürlich auch bei der corsicanischen Schmarotzerhummel (*Psithyrus perezi*, Taf. 29, Fig. 9—10) wieder, da sie ja ihrer Lebensweise treu geblieben ist, aber die äussere Erscheinung in Färbung und Zeichnung hat eine auffällige

Abänderung erfahren, die sich genau in derselben Richtung bewegt wie bei den beiden *Bombus*-Arten, so dass nicht nur bei flüchtiger Betrachtung *Psithyrus vestalis perezi* dem *Bombus terrestris xanthopus* und dem *B. hortorum corsicus* gleich gefärbt erscheint.

Lassen schon diese Erfahrungen erkennen, dass die Hummeln auch als fixe Arten noch ungemein plastische Bildungen repräsentiren, so wird es nicht wunderbar erscheinen, dass wir jetzt im Stande sind, recht charakteristische Formenreihen von Hummeln nachzuweisen, die sich als Parallelentwickung darstellen, hervorgerufen durch den Parallelismus der da wie dort wirkenden äussern Bedingungen. Wir beziehen uns hier auf Beobachtungen an Angehörigen der arktischen [1]) und alpinen Hummelfauna.

Der schwedische Forscher Wahlberg [2]) berichtet von nordischen Hummelarten: „ . . . Nicht wenige von unsern Hummeln gehören mehr oder weniger ausschliesslich den nördlichen Landschaften, besonders Lappland an, und diese haben ziemlich bestimmte Grenzen ihrer Verbreitung nach oder auf den Bergen. Wenn man von Süden her diese Gegenden besucht, so werden zuerst *Bombus agrorum* und *jonellus* gemein, welche vorher bloss sparsam angetroffen werden, z. B. in den Gebirgsgegenden von Wermland u. s. w.

Danach begegnet man dem *B. cingulatus* [= *hypnorum var.*] in Westerbotten, welcher aber nicht zu den Bergen hinansteigt. Die folgenden Arten gehören alle hauptsächlich dem eigentlichen Lappland an, in welchem *B. lapponicus* sich sowohl in den Thälern unterhalb der Berge, als an den Bergseiten und auf den zunächst über der Waldgrenze liegenden Feldern findet. *B. consobrinus* lebt in Bachthälern an den Bergabhängen in der Birkenregion. *B. kirbyellus* an der obern Grenze der Birkenregion und auf den am nächsten gelegenen Terrassen, *B. alpinus* auf hoch über der Baumgrenze befindlichen Bergebenen und *B. hyperboreus* in der Nachbarschaft der Schneegrenze, doch nur zwischen grossen Gebirgsmassen."

Mögen diese Angaben in Einzelheiten weiterhin vielleicht da und dort Correcturen erfahren, die wesentlichen Züge der Schilderung darf man mit gutem Rechte als zutreffend annehmen. Wir haben

1) Allerdings nicht genau dem faunistischen Begriffe entsprechend, was aber für unsere Zwecke hier nicht ins Gewicht fällt.

2) Wahlberg (schwedisch), übersetzt von Creplin, in: Z. ges. Naturw., V. 9, 1857, p. 135—136; auch abgedruckt in: Fauna arct., 1902, V. 2, p. 489 (H. Friese, Die arktischen Hymenopt.).

in Fig. 1—8, Taf. 30 je einen Vertreter der von Wahlberg angeführten Hummelarten abgebildet und zwar in der von diesem Forscher angegebenen Aufeinanderfolge. Der Vergleich dieser Formen ergiebt, dass zwar Färbung und Zeichnung gesetzmässig fortschreitende Abänderungen von Art zu Art nicht darbieten, diese Merkmale vielmehr von dem Wechsel der Beschaffenheit der Milieu-Einflüsse offenbar wenig berührt werden, dagegen andere Eigenthümlichkeiten parallel der in gleicher Richtung sich ändernden äussern Bedingungen fortschreitende Modificationen von Art zu Art erkennen lassen. Diese betreffen Behaarung und Grösse, erstere in 2facher Hinsicht, sowohl bezüglich ihrer Dichtigkeit wie der Qualität der sie zusammensetzenden Elemente. Wir können feststellen, dass, je höher die Hummelarten hinaufsteigen, sie desto grösser werden, ihr Haarkleid dichter und dessen Elemente zugleich gröber, länger und fester. Dem gemäss erscheint die an der Schneegrenze fliegende Hummelart (*B. hyperboreus*) als die grösste, am dichtesten behaarte und rauhhaarigste Form der ganzen Reihe. Ja, vielleicht kommt hierzu sogar noch eine wesentliche Abänderung des biologischen Verhaltens, in so fern für *B. kirbyellus* und *B. hyperboreus* es nach den vorliegenden Erfahrungen nicht ganz ausgeschlossen erscheint, dass diese Arten unter bestimmten Bedingungen wieder zur solitären Lebensweise zurückkehren (vgl. Friese, in: Fauna arct. 1902, V. 2, p. 490).

Wenden wir nun unsern Blick von den arktischen Gebieten auf die Hummelfauna der Alpenwelt, so treten uns hier dieselben Erscheinungen entgegen, ja man kann der arktischen Hummelreihe eine fast völlig parallel gehende Reihe alpiner Arten an die Seite stellen, deren auf einander folgende Glieder sich in ähnlicher Weise wie die jener bedingt erweisen. In Taf. 30, Fig. 9—16 sind Vertreter von 8 Hummelarten der Alpenfauna abgebildet, die die gleiche schrittweise vorwärts schreitende Ausbildung der oben bezeichneten Besonderheiten im Haarkleid sowie die Grössenzunahme deutlich zur Anschauung bringen, so dass auch hier das Endglied der Reihe, die in 2000 m Höhe fliegende Alpenhummel (*B. alpinus*), die extremsten Zustände in den beregten Merkmalen darbietet.

Aus den letzten Mittheilungen ist die Thatsache von besonderm Interesse, dass in der arktischen und ebenso auch in der alpinen Artenreihe Färbung und Zeichnung von den modificirenden Einflüssen der Aussenwelt nahezu unberührt bleiben. Dieser Befund ist um so überraschender, als ja sonst bei den Hummeln gerade diese Charak-

tere die variabelsten Merkmale liefern, so dass sie den Ausgangspunkt für die Varietätenbildung abgeben und die Unterscheidung der Unterarten begründen. Zudem kann jene Irrelevanz auch keineswegs eine hochgradige sein, was schon der Umstand bezeugt, dass im Grossen und Ganzen bei Gebirgsformen wie im hohen Norden eine bestimmte, die rothe Färbung zweifellos weitaus überwiegt, so dass sie so excessiv zur Geltung kommen kann wie bei *B. morawitzi* aus dem Pamir-Hochland in Höhen von 4000 m (Fig. 9, Taf. 30). Endlich kommt noch dazu, dass innerhalb unserer arktischen Artenreihe einzelne Glieder wie *B. lapponicus* und *B. kirbyellus* Subspecies zur Ausbildung gebracht haben, demnach in Färbung und Zeichnung jedenfalls eine relativ noch junge Charakteristik zum Ausdruck bringen. Angesichts dieser ausserordentlich complicirten Sachlage müssen wir uns bei dem augenblicklich noch sehr unbefriedigenden Stande unserer Kenntnisse von den einschlägigen Verhältnissen mit dem einfachen Hinweis auf die Thatsache und die Wichtigkeit derselben begnügen. Jedenfalls aber können wir uns hier nicht mit der Phrase von der directen Bewirkung zufrieden geben, da bestimmte Färbungen, Rauhhaarigkeit und Dichte des Haarkleides Eigenschaften des Hummelkörpers sind, die unter ganz verschiedenen äussern Umständen zur Ausbildung gekommen sind.

3.

Gleich Eingangs wurde bemerkt, dass die geographische Verbreitung unserer Thiere in ihren wesentlichen Umrissen bereits als feststehend angesehen werden kann; was an natürlichen Lücken durch künftige Arbeit auszufüllen bleibt, wird unser heutiges Bild von diesen Verhältnissen ergänzen und in Einzelheiten wohl auch berichtigen, kaum aber einen wesentlichen Zug desselben principiell verändern.

Zunächst steht fest, dass die Hummeln typische Angehörige der mittlern bis kalten Erdgebiete sind und in diesen das gebirgige Terrain bevorzugen. Nirgends begegnen wir einem solchen Reichthum an Arten und Individuen wie in den Gebirgsgegenden. Allen voran die Alpen, dann der Harz und Thüringen, Pyrenäen und Kaukasus sowie das Dovre Fjeld in Norwegen (62 ° n. Br.) liefern hierfür aus Europa, der Altai und das Pamir-Hochland aus Asien charakteristische Belege. Diesem Verhalten gegenüber erweisen sich die Tropen arm an Hummeln, und die Verbreitung derselben ist da

auf zerstreute sporadisch auftretende Vorkommnisse beschränkt. In der äthiopischen Region, also auf dem afrikanischen Festlande südlich der Sahara sowie auf Madagascar, fehlen Hummeln ebenso vollständig wie in der australischen Provinz. [1]) In den an diese letztere grenzenden Gebieten der orientalischen Region finden sich unsere Thiere nur noch im Hochgebirge, auf Höhen von etwa 1000—3000 m, so in Sumatra und Java, vielleicht auch auf Borneo.

Im vorausgegangenen Theile wurden gewisse biologische Phänomene vorgeführt, die verschiedene Verbreitungsgebiete in Folge gleicher oder ähnlicher äusserer Verhältnisse an den Repräsentanten der bezüglichen Hummelfauna darbieten. Auch des Vorwaltens der rothen Färbung im Haarkleid der Hummeln, welche ausgesprochene Gebirgsgegenden bewohnen, wurde schon gedacht und die ausserordentliche Ausdehnung, welche diese Färbung in einem bislang vereinzelt gebliebenen Falle dieser Art am Hummelkörper gewonnen hat, an *B. morawitzi* Rad. aus dem Pamir-Hochlande, illustrirt (Taf. 30 Fig. 9). Erscheinungen verwandter Art lassen sich nun durch thiergeographische Ermittlungen mehrfach nachweisen und werden in dem Maasse noch zahlreicher und schärfer hervortreten, in dem wir tiefer in die topographischen Einzelheiten des geographischen Verhaltens eindringen. Ein paar Belege mögen hier aber noch Platz finden: so hat sich schon gezeigt, dass die topographische Anordnung mancher Unterarten den geographischen Subregionen parallel geht, von *B. hortorum* z. B. die Subspecies *argillaceus* Scop. für das mediaterrane Gebiet, die Subspecies *consobrinus* Dlb. für die arktische und die Subspecies *opulentus* Gerst. für die alpine Region, die den entsprechenden thiergeographischen Provinzen eigenthümlich sind.

Betrachten wir andrerseits die Hummelfauna des Kaukasus und des angrenzenden armenischen Hochlands, so finden wir wieder ein besonderes Verhalten, das dieser Hummelwelt ein charakteristisches einheitliches Gepräge verleiht: das Merkmal liegt in dem sehr auffallenden Prävaliren gerade derjenigen Färbung des Haarkleides, der wir sonst bei Hummeln, so zu sagen, nur ausnahmsweise, wenigstens in diesem Maasse begegnen, nämlich der schneeweissen. Dieser Be-

1) Kürzlich erhielten wir 1 ♀ von *Bombus hortorum fidens* (*var.* mit hellen Endsegmenten) von Neuseeland, die offenbar als ein Sprössling der vor 20 Jahren aus England (zwecks Kleebefruchtung) importirten Hummeln anzusehen ist. — Sie gleicht vollkommen den englischen Exemplaren.

fund bedeutet zweifellos eine innerhalb dieses Gebiets erworbenen Eigenthümlichkeit, die so weit reicht, dass sie auch an den Formen unserer Fauna, die dort vorkommen, zu Tage tritt, so dass dieselben charakteristische Züge ihrer heimathlichen Behaarung verlieren und die weisse Färbung annehmen. Demnach scheint auch der Kaukasus eine homomorphosirende Region zu sein.

Wir können heute noch kaum eine Vermuthung darüber aussprechen, wie diese so verschiedenartigen Erscheinungen zu verstehen sind, aber sie zeigen doch die Richtung an, in der wir die Lösung der vorliegenden Räthsel zu finden hoffen dürfen.

Im Zusammenhange thiergeographischer Betrachtungen drängt sich von selbst die Frage auf: woher stammt die bunte Mannigfaltigkeit der heutigen Hummelwelt, die wir als Arten, Unterarten und Varietäten unterscheiden, d. h. wo ist die Stätte, an der dieses Insectenvolk erstmals aus *Anthophora* nahe stehenden Vorfahren entstanden ist, um sich allmählich nahezu über die ganze Erde zu verbreiten? — Niemand wird auf eine derartige Frage heute eine irgendwie bestimmte Antwort erwarten. Immerhin aber deuten manche Thatsachen, wenn wir ihnen solchen Werth zuerkennen wollen, darauf hin, dass wir in Central-Asien die Urheimath der Hummeln vermuthen dürfen, wenigstens lässt sich für gewisse Arten eine in historischer Zeit vollzogene Wanderung von Osten nach Westen mit Sicherheit feststellen. So schreibt Schmiedeknecht[1]) von *Bombus fragrans* Pall.: „Abgesehen von ihrer Grösse und Schönheit ist diese Hummel auch durch ihre Verbreitung merkwürdig: sie war früher bloss aus dem äussersten Süd-Osten von Europa bekannt, wo sie durch Pallas entdeckt wurde. Von hier aus ist sie stetig nach Westen vorgedrungen, so dass sie, wie Dalla Torre berichtet, bereits um Budapest nicht allzu selten ist und jetzt auch im Wiener Becken auftritt, wo sie von Brauer, Rogenhofer, Dorfinger u. A. einzeln gefangen wurde."

Aehnlich verhält sich der *Bombus laesus* F. Moraw., der aus den Steppen (Turkestan) bekannt, aber später auch bei Dorpat, Budapest und im Wiener-Neustädter Steinfelde beobachtet wurde; auch *Bombus zonatus* F. Sm. dürfte zu diesen Beispielen gehören, da er bis zum Banat (Süd-Ungarn) vordrang.

Die in der vorliegenden Arbeit mitgetheilten Thatsachen und

1) Vgl. O. Schmiedeknecht, Apidae Europ., 1883, Fasc. 5, p. 104.

Zusammenhänge können, so meinen wir, in doppelter Hinsicht Beachtung beanspruchen. Zunächst bedeuten sie, wie alles Thatsächliche, selbstredend Bausteine im Gefüge der empirischen Grundlage, die für die Aufdeckung causaler Zusammenhänge nothwendige Voraussetzung ist. Aber auch an und für sich scheinen sie uns werthvoll zu sein, denn sie legen ein beredtes Zeugniss ab für die Unbeständigkeit und Wandelbarkeit der thierischen Formen und wir dürfen sagen:

Die Hummeln in ihrer relativ festgeschlossenen Formeinheit, in der auf vielfach verschlungenen Entwicklungswegen doch wieder die buntesten Verschiedenheiten zur Schau gestellt werden, bieten ein classisches Beispiel natürlicher Formgestaltung im Thierreich.

Uebersetzungsrecht vorbehalten.
Nachdruck verboten.

Ueber Polymorphismus und Variation bei den Ameisen.

Von

August Forel in Chigny,
vormals Professor in Zürich.

Die Mutationstheorie von De Vries hat die Verhältnisse der Variationen wiederum in den Vordergrund des Interesses gebracht. Ich will mich hüten, hier Hypothesenkritik zu üben; darin wird nur zu viel geleistet, und mir kommt es vor, dass wir zu voreilig auf Grund einiger Factoren der Evolution, die uns bekannt werden, fertige Hypothesen bauen und dann dieselben einander gegenüber als Dogmen, Gegensätze und Streitobjecte hinstellen. Jedenfalls sind uns noch viele Factoren unbekannt, und die Thatsache, dass der eine allein nicht Alles erklärt, bedeutet keineswegs, dass er nicht vorhanden sei. Es scheint vielmehr, dass mannigfaltige Evolutionsfactoren mit einander wetteifern, um Varietäten und Arten, raschere Umwandlungen und relative Stabilität etc. zu Stande zu bringen.

Die Familie der Ameisen besitzt gewisse Eigentümlichkeiten, die ihr ein besonderes Interesse für die ganze Frage verleihen: das sociale Leben und der Polymorphismus.

Ueber den Polymorphismus und Ergatomorphismus der Ameisen habe ich mich früher in den Verhandlungen der Deutschen Naturforscher-Versammlung zu Wien, September 1894, Abteilung für Entomologie, p. 142 geäussert. Der damals aufgestellten Tabelle habe ich heute auf Grund der Arbeiten von Emery, Wasmann, Adlerz, Wheeler etc. sowie der meinigen noch Einiges hinzuzufügen. Es giebt bei den Ameisen nicht nur die classischen

3 Formen: geflügelte Männchen, geflügelte Weibchen und flügellose Arbeiter, sondern noch viele andere, welche sogar manchmal ein Geschlecht vollständig ersetzen. Vor allem muss bemerkt werden, dass bereits die 3 Normalformen Weibchen (♀), Männchen (♂) und Arbeiter (☿) einer gleichen Ameisenart ungeheuer verschieden von einander sind, so dass Uneingeweihte sie für verschiedene Insektengattungen zu halten pflegen: die Männchen sehen sogar oft wie eine andere Familie aus. Im ganzen kommen vor:

Männliches Geschlecht:

1. Normale oder gewöhnliche geflügelte Männchen, die oft sehr wenig ameisenähnlich aussehen. Geistige Fähigkeiten sowie das Gehirn enorm verkümmert.

2. Ergatomorphe Männchen, welche flügellos sind und beim ersten Blick nahezu wie Arbeiter und vollständig verschieden, nicht nur von den übrigen Ameisenmännchen, sondern auch von den Männchen verwandter Hymenopterenfamilien aussehen. Diese sonderbaren Geschöpfe kommen bei sehr verschiedenen Gattungen vor, wie es scheint regelmässig bei den Gattungen *Cardiocondyla* Emery und *Formicoxenus* Mayr, ferner bei 2 *Ponera*-Arten (*punctatissima* Roger und *ergatandria* Forel). André hat zwar ein geflügeltes Männchen bei der *Cardiocondyla emeryi* Forel beschrieben, aber ich hege noch einige Zweifel an seiner Authenticität. Wie sind solche Männchen entstanden? Die Frage ist noch ganz unklar, obwohl im ersten Moment die Regression eines normalen Männchens, das seine Flügel allmählich verliert und schliesslich arbeiterähnlich wird, als wahrscheinlichste Erklärung erscheint. Geistige Fähigkeiten noch nicht erforscht, jedenfalls gering.

Bei den *Ponera*-Arten sind jene Männchen fast schwer von den Arbeitern zu unterscheiden, während sie bei den andern Gattungen durch die Bildung ihrer Kiefer oder durch das Vorhandensein von Ocellen und durch eine andere Fühlerform schärfer abstechen.

3. Flügellose Männchen, deren phylogenetische Abstammung aus geflügelten Männchen durch die ganze Gestalt und das Vorhandensein embryonaler Flügelanlagen in der Puppe sowie kleiner Flügelnarben bei der Imago als nachgewiesen betrachtet werden kann. Hier ist nur die Schmarotzergattung *Anergates* Forel (mit der einzigen Art *atratulus* Schenk) zu nennen, bei welcher der Arbeiter überhaupt fehlt. Eigenthümlich ist es, dass das ♂ dieser von allen Andern total abweichenden, nur unbedeutend variirenden Form, das einzige

bekannte Bindeglied zwischen den normalen geflügelten und den ergatomorphen, flügellosen Männchen bildet.

Weibliches Geschlecht:

Hier ist die Sache viel complicirter. Wir haben:

4. Normale, geflügelte Weibchen. Geistige Fähigkeiten und Gehirn geringer als beim ♀, aber viel höher als beim ♂.

5. Kleine Weibchen. Diese sind normal geformt, geflügelt, aber viel kleiner und offenbar weniger fruchtbar; sie kommen nur ausnahmsweise bei gewissen Formen neben den normalen Weibchen vor. Geistige Fähigkeiten noch nicht erforscht.

6. Flügellose, ergatomorphe, stark fruchtbare Weibchen. Diese sind vollständig ohne Flügel und ohne Flügelanlagen, aber in der Regel grösser und stärker gebaut als die Arbeiter; sie kommen entweder neben normalen Weibchen vor oder ersetzen dieselben vollständig. Bei einer Gattung ersetzen sie zugleich die Arbeiter und die geflügelten Weibchen. Manchmal (Gattung *Leptogenys* Roger) sind sie nur durch ganz geringe Merkmale von den Arbeitern zu unterscheiden. Es hat allen Anschein, dass diese Weibchen nicht durch Verkümmerung oder Umwandlung normaler Weibchen, sondern vielmehr durch wieder fruchtbarer werden gewisser Arbeiter, deren Eierstöcke und schliesslich auch deren übriger Körper sich vergrössert und umwandelt, so dass sie die Weibchen ersetzen. Es ist auch möglich, dass verschiedene Formen auf dem erstgenannten und andere auf dem letztgenannten Wege entstanden sind. Geistige Fähigkeiten noch nicht erforscht; jedenfalls geringer als beim ♀, ähnlich wie beim geflügelten ♀, mit Ausnahme der Gattung *Tomognathus* und vielleicht der *Ponera eduardi*.

Bei folgenden Gruppen kommen ergatomorphe Weibchen allein und keine geflügelten vor:

a) Bei der ganzen Subfamilie der Dorylinen (Gattungen *Dorylus F.*, *Aenictus* Shuck., *Eciton* Latr. etc.).

b) Bei der ganzen grossen Gattung *Leptogenys* Roger mit Untergattung *Lobopelta* Mayr; ausserdem scheint bei der Gattung *Diacamma* Mayr der gleiche Fall vorzukommen, denn die frühere Angabe Bingham's über ein angebliches *Diacamma*-Weibchen hat er neulich selbst als irrthümlich zurückgezogen (es war ein ♂).

c) Die Gattung *Tomognathus* Mayr, wo das Weibchen zugleich Arbeiter ist. In den Gruppen b und c sind die ergatomorphen

Weibchen den Arbeitern ausserordentlich ähnlich, in der Gruppe a viel weniger (grösser, plumper etc.).

Bei folgenden Gattungen hat man, neben den normalen geflügelten Weibchen, ergatomorphe, flügellose Weibchen gefunden:

a) *Polyergus* Latr. (*rufescens* Latr.), *Odontomachus* Latr. (*haematodes* Linné), *Monomorium* Mayr (*fur* Forel), *Cremastogaster* Lund, (*froggatti* Forel, *biroi* Mayr *var. smythiesi*), *Ponera* Latr. (*eduardi* Forel), *Leptanilla* Emery (*revelierii* Emery) u. A. m.

Nur bei *Polyergus rufescens* Latr., *Monomorium fur* und *Ponera eduardi* scheinen diese Weibchen wenigstens häufig, resp. zahlreicher in einer Colonie vorzukommen; bei den andern Formen sind es seltene Ausnahmen. Bei *Ponera eduardi* handelt es sich eigentlich nur um einen etwas grössern Arbeiter mit bedeutend grössern Augen.

7. Verbildete Weibchen, so unfruchtbar wie Arbeiter, mit verkümmertem Kopf, buckligem Thorax und denjenigen des Arbeiters nachstehenden psychischen Fähigkeiten. Diese kommen bei verschiedenen *Formica-* und *Myrmica*-Arten vor. Wasmann hat aber nachgewiesen, dass sie eigentlich ein pathologisches Product, d. h. die Folge der Symphylie jener Ameisen mit gewissen Käfern sind. Diese Gruppe können wir also von den normalen ausschalten, da sie keiner Specialfunction angepasst ist.

8. Normaler, monomorpher Arbeiter (☿). Flügellos: die gewöhnliche Ameisenform. Geistige Fähigkeiten mit der folgenden Gruppe am höchsten entwickelt.

9. Soldat (♃). Unter Soldat versteht man die grössere Form irgend eines vollständig dimorphen Arbeiters. Die meisten Soldaten zeichnen sich durch einen Riesenkopf und starke Mandibeln, andere durch eine besondere Form des Kopfes oder des Oberkiefers aus. Der Soldat ist zweifellos aus einer allmählichen Differenzirung des Arbeiters in zwei Gruppen, durch Aussterben der Zwischenformen, hervorgegangen, wie die folgende Gruppe 10 zeigt. Soldaten kommen vor bei fast allen Arten der grossen Gattung *Pheidole* Westw., bei der Gattung *Dimorphomyrmex* André, bei der Untergattung *Colobopsis* Mayr (von *Camponotus* Mayr), bei *Myrmecocystus bombycinus* Roger, bei *Acanthomyrma* Emery, bei vielen *Cryptocerus*-Arten, bei einigen *Eciton*-Arten und bei *Cremastogaster biformis* André. Geistige Fähigkeiten ähnlich wie beim ☿.

10. Unvollständiger Polymorphismus des Arbeiters. Hier ist der Arbeiter weder monomorph noch scharf dimorph. Es giebt grosse,

mittlere und kleine Arbeiter. Manchmal ist der Unterschied zwischen dem kleinsten und grössten Arbeiter viel grösser als der zwischen Arbeiter und Soldat beim vollständigen Arbeiterdimorphismus, so z. B. bei der Gattung *Pheidologeton* und bei den grossen *Atta*-Arten, wo die extremen Riesen über 15 mm, während die kleinsten Zwerge kaum 2 mm lang sind. Es können sogar, wie bei *Atta*, die mittlern Arbeiter eine andere Function haben als die grössten und als die kleinsten. Aber bei sehr vielen Ameisengruppen gibt es einen leichten unvollständigen Polymorphismus mit geringerm Unterschied zwischen grossen und kleinen Arbeitern. Manchmal hat der grosse Arbeiter sonderbare Hörner, Auswüchse u. dergl., die dem kleinsten fehlen, und umgekehrt: kurz, die Mannigfaltigkeit ist ungeheuer, und ich verzichte auf genauere Aufzählungen. Es giebt vielleicht ebenso viele Ameisenarten mit unvollständig polymorphen wie solche mit monomorphen Arbeitern.

Herr Prof. Emery hat mit Recht darauf aufmerksam gemacht, dass bei gewissen Ameisengattungen, wie *Solenopsis* Westw., *Carebara* Smith etc., wo der Arbeiter winzig und das Weibchen riesig ist (das Weibchen von *Carebara vidua* Smith ist 22 mm lang und 8 mm breit am Abdomen, während der Arbeiter nur $1^1/_2$ mm lang ist), der monomorphe Arbeiter aus einem frühern vollständigen Polymorphismus durch Aussterben der unnöthig gewordenen frühern grossen Arbeiterformen entstanden sein muss. In der Regel sind thatsächlich mehr die Soldaten und die grossen Arbeiter dem Weibchen ähnlich, während die kleinen ☿☿ vom ♀ manchmal kolossal abweichen. Sie sind morphologisch recht vereinfacht, mit Ausnahme des hoch entwickelten Gehirnes, das ihre Gelenkigkeit und sociale Brauchbarkeit bedingt.

Wir müssen bedenken, dass man bis jetzt fast 4000 Arten und Unterarten oder Rassen von Ameisen aus allen Welttheilen beschrieben hat und dass diese in ungefähr 165 Gattungen eingetheilt sind. Die oben besprochenen Formen des Polymorphismus sind je nach den Arten und Gattungen sehr ungleich vertheilt. Während gewisse Gruppen reich an polymorphen Formen sind, wie z. B. die Gattung *Atta* Fabr. sensu stricto, mit ihren geflügelten Weibchen und Männchen und mit ihren 3 Hauptformen des Arbeiters, sehen wir andere Gruppen, bei welchen die eine oder die andere Form verschwunden ist. Wunderbarer Weise ist es manchmal eine der ursprünglichsten Formen, nämlich das normale geflügelte Weibchen oder Männchen, welches durch secundäre, dimorphe Formen ersetzt

wird. So kann es schwerlich einem Zweifel unterliegen, dass das ergatomorphe Weibchen der Gattung *Lobopelta* aus kaum veränderten, nur mit vergrösserten Eierstöcken versehenen Arbeitern entstanden ist, während die ursprünglichen geflügelten Weibchen allmählich verschwunden sind, weil dieser Ersatz, aus irgend einem Grund, für diese Thiere vortheilhaft war. Ganz ähnlich scheint es sich bei der sonderbaren Gattung *Tomognathus* Mayr zu verhalten, deren einzig vorhandene vollständig arbeiterähnliche weibliche Form sich mit roher Gewalt in das Nest einer schwächern Art (*Leptothorax acervorum* Fabr.) Eingang verschafft, dieselbe zwingt sie anzunehmen und ihr obendrein noch ihre Brut zur Verpflegung aufdrängt. Diese Kuckucksart hat gewöhnliche normale geflügelte Männchen (Adlerz).

Es ist noch nicht sicher nachgewiesen, dass bei irgend einer Art zu gleicher Zeit geflügelte und ergatomorphe Männchen vorkommen. Emery glaubte dies für *Ponera punctatissima* nachgewiesen zu haben; er fand aber später selbst, dass das bezügliche geflügelte ♂ einer andern Art (*eduardi*) angehört.

Es scheint dagegen zweifellos, dass das Fehlen des Arbeiters bei der Gattung *Anergates* eine secundäre Erscheinung, die Folge ihres Schmarotzerthums, ist. Das Weibchen dieser Thiere drängt sich dem *Tetramorium caespitum* L. auf noch unerklärte Weise auf, ersetzt sein Weibchen und wird sammt seiner Brut von den *Tetramorium*-Arbeitern verpflegt. Da das Männchen ungeflügelt ist und es stets nur ein Mutterweibchen im Nest giebt, findet die Begattung immer nur unter Brüdern und Schwestern in ihrer Geburtscolonie statt. Erst dann fliegen die Weibchen weg, um neue Colonien zu gründen. Wie Wasmann nachgewiesen hat, sind die Schmarotzersitten des *Strongylognathus testaceus* Schenk denjenigen des *Anergates* sehr ähnlich, mit dem Unterschied, dass das Weibchen hier das *Tetramorium*-Weibchen nicht beseitigt, sondern friedlich neben ihm lebt. Nichts desto weniger hat bei dieser Art der beginnende Parasitismus es so weit gebracht, dass der Arbeiterstand ausserordentlich schwach an Zahl und an Körpergrösse ist, während Weibchen und Männchen sehr zahlreich sind. Der Arbeiterstand des *Strongylognathus testaceus* Schenk fängt an, ein Rudiment zu werden, das zum Verschwinden bestimmt ist. Sonderbarer Weise besitzen diese kleinen schwachen Arbeiter einen Rest des Raubinstincts ihrer Ahnen, indem sie im Kampfe den schwächlichen und erfolglosen Versuch machen, den Kopf ihres Gegners mit ihren

spitzen Kiefern zu durchbohren. Dass die Ahnen dieser Art einst Raubzüge veranstalteten, gleich den Amazonenameisen (*Polyergus*), beweist ihr nächster Verwandter *Strongylognathus huberi* Forel, bei dem der Arbeiterstand noch sehr zahlreich ist und wenigstens experimentell erzeugte Raubzüge tadellos und erfolgreich durchführt, die *Tetramorium* überrumpelt und ihre Puppen raubt. Neulich wurde gar der grosse *S. christophi* Em. bei einem spontanen Raubzug ertappt.

Diese bekannten Thatsachen erwähne ich hier ihrer Wichtigkeit wegen, weil sie zeigen, wie die polymorphen Formen der Ameisen bestimmten Zwecken angepasst worden sind und sich wieder zurückbilden, wenn sie durch Aenderung des Instincts überflüssig geworden sind. Die eben erwähnten Rudimente sind schwer wiegende historisch-phylogenetische Beweise, die nicht zu beseitigen sind. Eine ähnliche recht interessante phylogenetische Reihe bildet die rein neotropische Sippe der Attii mit ihrem Pilzgärtnerei-Instinct und der entsprechenden Umgestaltung des Polymorphismus. Ich verweise hier auf meine bezügliche Arbeit im Journal für Psychologie und Neurologie V. 1 1902 (Beispiele phylogenetischer Wirkungen und Rückwirkungen bei den Instincten und dem Körperbau der Ameisen etc.).

Eine Frage müssen wir noch kurz erwähnen, nämlich die des Hermaphroditismus. Die Hermaphroditen, wie ich solche in meinen „Fourmis de la Suisse" 1874, p. 139 bis 143 beschrieben und seither noch mehr gefunden habe, sind deshalb höchst interessant, weil die Verschiedenheit der Geschlechter im ganzen Körper so gross ist, dass man, so zu sagen, bei jedem Körpertheil sehen kann, welchem Geschlecht er angehört. Theoretisch spricht man bei Insecten von lateralen Hermaphroditen, bei welchen eine Körperhälfte männlich und die andere weiblich ist (siehe Fourmis de la Suisse, tab. 2, fig. 36 den Kopf eines solchen Wesens). In That und Wahrheit aber sind dieselben meistens unregelmässig; meistens nur vorn oder hinten gehört die eine Seite deutlich dem einen oder andern Geschlecht an. Manchmal sind es sogar nur ganz kleine Abtheilungen des Körpers, die dem einen Geschlecht angehören: ja, ich habe sogar einen gekreuzten Hermaphroditen gesehen, bei welchem in 2 einander folgenden Segmenten je die umgekehrte Hälfte männlich war. Es giebt ferner nicht nur Hermaphroditen zwischen Weibchen und Männchen, sondern auch zwischen Männchen und Arbeiter (eine Seite geflügelt, die andere nicht etc.). Auch die Betheiligung der

Geschlechtsorgane am Hermaphroditismus ist eine wechselnde. Interessant ist ein Hermaphrodit der *Azteca mülleri* Emery (damals für *Azteca instabilis* Sm. gehalten und daher in jener Arbeit so bestimmt), den ich 1893 im Bull. Soc. Vaud. Sc. nat., tab. 16, beschrieben und abgebildet habe. Bei demselben ist genau die eine Hälfte des Kopfes männlich und die andere weiblich. Hinterleib und Geschlechtsorgane sind dagegen, so weit untersucht, vollständig männlich. Es scheint daraus hervorzugehen, dass die Embryonalanlagen der sexuellen Nebenattribute des übrigen Körpers nicht bei allen Thieren immer von der Entwicklung der Geschlechtsorgane abhängen. Bei den Ameisen wenigstens scheinen vollständige weibliche Eigenschaften eines Theiles des Kopfes bei vollständig männlichen Geschlechtsorganen sich bilden zu können und umgekehrt. Immerhin sind darüber weitere Untersuchungen nöthig, da die Präparirung der Geschlechtsdrüsen des genannten Hermophroditen nicht gelang. Nicht so ist es bei den höhern Säugethieren, wo die Castration auf Bartwuchs, Stimme, Körperform etc. von Einfluss ist. Freilich giebt es auch bärtige Frauen und bartlose Männer, aber nicht halbseitig. Ich habe diese Frage hier erwähnt, um zu zeigen, wie räthselhaft noch viele Vorgänge sind. Man findet übrigens auch bei Ameisen gemischte Hermaphroditen, welche auf beiden Seiten halb weiblich, halb männlich sind; diese sind sehr selten; ich sah nur einen klaren Fall. Als ich zum ersten Mal ein ergatomorphes Männchen, bei *Ponera punctatissima* Roger, fand, dachte ich zuerst an Hermaphroditismus. Angesichts der eben erwähnten Thatsachen, die ich schon damals kannte, lässt sich diese Idee entschuldigen, denn eine gewisse Verwandtschaft zwischen den beiden Erscheinungsreihen des Hermaphroditismus und des Ergatomorphismus ist nicht zu verkennen. Hatte ich lediglich einen Trugschluss der Analogie begangen, oder liegen in den embryologischen Mysterien erblicher Energiewirkungen irgend welche gemeinschaftliche Factoren für Hermaphroditismus und männlichen Ergatomorphismus versteckt? Diese Frage will ich hier nochmals angedeutet haben; ich that es bereits in meinen Etudes myrmécologiques en 1886 (in: Ann. Soc. entomol. Belgique).

Zur Erklärung des Polymorphismus der Ameisen hat man zunächst die Analogie der Bienen herbeigezogen, welche im Stande sind, in den ersten Larvaltagen durch veränderte Ernährung und Vergrösserung der Zelle eine Arbeiterlarve in eine Weibchenlarve umzuwandeln. Ferner hat man nach Siebold stets angenommen,

dass die Männchen aus unbefruchteten Eiern, die Weibchen und Arbeiter dagegen aus befruchteten Eiern stammen. Letztere Thatsache schien auch bei den Ameisen zu stimmen, indem ich selbst und dann auch Andere stets Männchen aus unbefruchteten Arbeitereiern erzogen hatten. Doch haben die neuesten Untersuchungen Reichenbach's (Ueber Parthenogenese bei Ameisen, in: Biol. Ctrbl. 1902, No. 14 und 15) klipp und klar den Nachweis geliefert, dass aus unbefruchteten Arbeitereiern von *Lasius niger* Fabr. wiederum Arbeiter entstehen. Also wieder ein Dogma verfrühter Verallgemeinerung, das in Nichts zerfliesst!

Aber auch mit der künstlichen Ernährung zu verschiedenen polymorphen Formen, an welcher Prof. Emery fest hielt, habe ich mich aus verschiedenen Gründen nie befreunden können. Wie könnte die verschiedene Quantität der Nahrung so verschiedene Formen wie Weibchen, Soldat und Arbeiter hervorrufen? Wie erst dann, wenn der Soldat oder grosse Arbeiter ebenso gross ist wie das Weibchen, wie es oft der Fall ist? Ferner haben die Ameisen keine Waben und Zellen, um die Nahrung zu dosiren, wie es die Bienenarten besitzen. Und noch viel weniger können sie die Qualität der Nahrung ändern, aus dem gleichen Grunde, denn innerhalb ihres Vermögens können sie doch nicht Fächer herrichten. Die neuern Untersuchungen von Janet und Wheeler haben aber die Möglichkeit einer qualitativen Dosirung der Nahrung, die die Arbeiter den Larven geben, wohl zweifellos beseitigt. Diese beiden Autoren haben nämlich gezeigt, dass die Ameisenlarven diejenige thierische Beute, die ihnen die Ameisenarbeiter bringen, selbst essen und dass jene Beute regel- und ordnungslos zu den Larven hingelegt wird. Besonders bei den Ponerinen scheint diese Art der Ernährung die hauptsächliche, wenn nicht die ausschliessliche zu sein, wie Wheeler gezeigt hat.

Somit weiss man thatsächlich noch nicht, welche Factoren bei den Ameisen entwicklungsgeschichtlich die Differenzirung der polymorphen Formen bedingen. Und dennoch haben alle diese zahlreichen Formen ihre ganz typischen, specifischen oder Varietätenmerkmale. Ja, es giebt Arten und Varietäten, die besonders durch den stärkern oder geringern Polymorphismus von einander differiren. So ist z. B. der Arbeiter der Rasse *capitatus* Latr. von dem bekannten erntenden südeuropäischen *Messor barbarus* Linné viel weniger polymorph als derjenige der Stammart und unterscheidet sich hauptsächlich dadurch von ihm.

Eine weitere Thatsachenreihe ist wichtig, nämlich die Entstehung der Ameisencolonien. Es steht jetzt fest, dass die Ameisenweibchen nach ihrer polyandrischen Lufthochzeit, nicht nur, wie Lubbock gezeigt hat, 11—12 Jahre leben und, Dank ihrem Receptaculum seminis, ohne weitere Begattung fruchtbar bleiben können, sondern dass sie, wie schon Huber zeigte, im Stande sind, ganz allein ihre ersten Larven bis zur Verpuppung zu füttern. Es gelang mir, ein solches Weibchen von *Camponotus ligniperdus* Latr. 9 Monate in ihrer Zelle am Leben zu erhalten, bis von 5 erwachsenen Larven 3 sich verpuppt hatten und aus einer derselben ein Arbeiter ausgeschlüpft war. Während der langen Zeit hatte das Weibchen keine Nahrung zu sich genommen, somit ihre ganze Brut aus ihren Leibessäften aufgefüttert (siehe in: Ann. Soc. entomol. Belgique 1902, p. 180 und 294). Diese Art der Gründung von Ameisencolonien scheint die Regel zu bilden, und die meisten Arten, die nur in kleinen Colonien leben, pflegen offenbar nur eine Mutter oder Gründerin zu besitzen und mit dem Tode derselben zu Grunde zu gehen.

Es wäre aber zweifellos irrthümlich, diese Thatsache zu verallgemeinern. Solche Ameisen, welche sehr völkerreiche Colonien bilden, besitzen eine grössere Anzahl befruchteter Königinnen. Zwar kommt es vor, dass solche sich zur Gründung einer Colonie vergesellschaften, aber auch diese Thatsache genügt nicht zur Erklärung aller Fälle. Ich habe jetzt eine Colonie von *Formica pratensis* de Geer seit ca. 40 Jahren in Vaux bei Morges verfolgt. Dieselbe prosperirt grossartig und ist, da sie allein eine grössere Tannenpflanzung beherrscht, ganz kolossal geworden. Es ist dies dieselbe, die ich in meinen Fourmis de la Suisse, p. 366, bei Anlass ihrer „Volkszählung" erwähnt habe. Damals war die Colonie schon nicht mehr jung. Ich habe nun vor kurzem im Nest gegraben und fand darin befruchtete Weibchen, die durchaus nicht so alt zu sein schienen und keinesfalls 40 Jahre alt sein konnten, denn sonst müssten sie, wenn ein so langes Leben überhaupt möglich wäre, ganz abgerieben sein. In solchen Fällen muss man daher annehmen, dass einzelne Weibchen, welche auf dem Nest selbst oder in nächster Nähe befruchtet werden, von den Arbeitern, wie Peter Huber früher als Regel annahm, zurückgehalten werden. Solche grosse Colonien, die bis auf 20 und 30 Meter Entfernung das ganze Terrain beherrschen, können dies sehr leicht thun, während es bei winzigen Colonien, die z. B. in den hohlen, dürren Aestchen einer Baumkrone

leben, die Sache kaum denkbar ist. Uebrigens haben die neuern Experimente von Adèle Fielde (in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia 1902) gezeigt, dass Befruchtungen im Nest nicht so selten vorkommen dürften, wie man dies gemeint hat.

Endlich habe ich Fälle nachgewiesen, wo zufällig gemischte Colonien durch die Vergesellschaftung von zwei Weibchen verschiedener Varietäten, Unterarten oder Arten vorkommen können, wie dies Wasmann vermuthet und wie er es für die regelmässigen gemischten Colonien von *Strongylognathus testaceus* nachgewiesen hatte. In solchen Fällen finden sich in der gleichen Colonie z. B. zwei Varietäten mit einander gemischt.

Die eben erwähnten Fälle sind Ausnahmen, die in der Regel sofort auffallen. So fand ich 1899 in Faisons, Nord-Carolina, eine gemischte Colonie der Subspecies oder Rassen *flavus* und *niger* des *Dorymyrmex pyramicus* Roger, die eine gelb, die andere schwarz. Man fand lauter schwarze und gelbe Thiere im Nest, aber keine Zwischenform, nicht etwa, weil es keine Hybriden zwischen beiden Formen giebt, denn solche Hybridenformen kommen vor, sondern ganz einfach, weil die gelben Thiere alle die Brut eines von einem *flavus*-Männchen begatteten *flavus*-Weibchens und alle die schwarzen diejenigen von einem *niger*-Männchen begatteten *niger*-Weibchen waren. Sehen wir also von diesen Ausnahmen ab und lassen wir überhaupt die völkerreichen Colonien bei Seite, die von mehreren vergesellschafteten Weibchen stammen, so geht aus allem hervor, dass da, wo eine Coloniemutter allein vorhanden ist, sämmtliche Einwohner einer Colonie, so lange dieselbe besteht, Brüder und Schwestern sind. Hier ist also die Variabilität innerhalb der Colonie so gut wie ausgeschlossen, d. h. es bleiben als Variationen nur einerseits der Polymorphismus und andrerseits die Combinationen der atavistischen Eigenschaften der Mutter mit denjenigen der verschiedenen Väter, verbunden mit den sonstigen, nicht auf Vererbung beruhenden Factoren der Evolution übrig. Die erblichen Factoren können freilich die Folgen verschiedenartiger Bastardirungen enthalten. Die Erfahrung lehrt aber, dass, wenn man vom Polymorphismus absieht, die Individuen der gleichen Colonien, so zu sagen, immer die gleichen Merkmale zu behalten pflegen und dass die eigentlichen zoologischen Varietäten in verschiedenen Colonien leben. Die Ausnahmen von dieser Regel sind recht selten und sind den oben angegebenen Fällen (vor allem der Vergesellschaftung zweier oder mehrerer Weibchen als Gründerinnen) zuzuschreiben.

Man muss alle die genannten Thatsachen berücksichtigen, wenn man die Variabilität bei den Ameisen verstehen will. Dieselben mögen complicirt erscheinen, aber die zuletzt erwähnte Thatsache giebt uns dafür ein Mittel in die Hand, das wir bei andern Thieren nicht haben. Das Receptaculum seminis des einmal befruchteten Weibchens enthält Spermatozoen, welche die Befruchtung der Eier für viele Jahre ohne weitere Begattung besorgen, so dass wir in denjenigen Colonien, die nur eine Mutter haben, Elemente der Constanz besitzen, wie wir sie kaum irgendwo anders finden.

Nichts desto weniger gehören die Ameisen sicher zu den variabelsten Thieren. Die Zahl der Varietäten und der geographischen Rassen oder Subspecies ist bei ihnen Legion. Feinste Nuancirungen verbinden grössere Formengruppen in einer Weise, die dem Systematiker fast in die gleiche Verzweiflung bringt, wie die Gattung Hieracium den Botaniker. In der mächtigen, in der ganzen Welt verbreiteten Formengruppe, die wir unter dem Artnamen *Camponotus maculatus* Fabr. vereinigt haben und welche ungeheuer extreme, von einander enorm abweichende Formen enthält, kann man nirgends eine scharfe Grenze zwischen den einzelnen Formen finden. Sobald man aus einem Lande eine neue Rasse des *C. maculatus* erhält, so ist man sicher, dass weitere Forschungen allmähliche Uebergänge zu andern Rassen und Varietäten bald zu Tage fördern. Deshalb mussten wir Myrmecologen darauf verzichten, innerhalb dieser Gruppe Arten zu gründen. Eine ungeheure Zahl Rassen oder Subspecies werden hier durch eine noch grössere Zahl fein nuancirter Varietäten in Form, Grösse, Farbe, Behaarung, Sculptur etc. mit einander verbunden. Wir waren gezwungen, zum Quadrinominalsystem zu greifen und z. B. folgende Namen zu geben: *Camponotus maculatus* Fabr. Rasse *oertzeni* For. Varietät *escherichi* Emery. Angenehm ist das nicht, aber diese Schwerfälligkeit ist besser als eine scheinbare Vereinfachung, die den Thatsachen Gewalt anthut. Aehnlich verhält es sich mit den Gattungen *Azteca* Forel, *Cremastogaster* Lund, mit manchen Gruppen der grossen Gattung *Pheidole* Westw., mit den Gattungen *Formica* Linné, *Lasius* Fabr., *Myrmecocystus* Wesmael, *Diacamma* Mayr und noch mit vielen andern. Je genauer man forscht, desto geringer wird die Zahl rassen- und varietätenloser Arten. Wenn ich ferner überall die Grenzen angeben sollte, welche die constante Art von der Subspecies und letztere von der Varietät trennt, so wäre ich mit meinem Latein bald zu Ende, denn jede neue Sendung und neue Forschung bringt, so zu sagen, neue Correc-

turen mit sich, indem neue Variationen zu Tage treten. Diese Variationen kann ich aber als solche meistens dadurch scharf erkennen, dass sie bei allen Individuen der gleichen Colonie gleich und somit nicht rein individuell sind. Die meisten Rassen und deutlichern Varietäten sind geographisch, d. h. gewissen Bezirken eigen, andere dagegen mehr physikalischen oder chemischen Bedingungen des Bodens, des Klimas etc. angepasst. Recht oft kann man bei Ameisen sehen, dass eine Art, die in gewissen Gegenden constant ist (z. B. *Tetramorium caespitum* Linné in Central- und Nord-Europa), in andern Gegenden in zahlreiche Varietäten und Rassen zerfällt (die genannte Art in den Mittelmeerländern und in Central-Asien). Wiederum findet man Subspecies, die in gewissen Gegenden scharf getrennt erscheinen, während sie in andern Gegenden durch eine ununterbrochene Varietätenserie in einander übergehen.

Ich glaube gewiss, dass viele Varietäten durch Bastardirung entstehen, glaube aber, dass auch die chemischen und physikalischen Einwirkungen ihrer Umgebung (siehe Experimente von Standfuss und Andern) stark dazu beitragen. Dass der Kampf ums Dasein die schwächern und schlechter angepassten Variationen ausmerzt, steht ausser Frage. Wie es ausser der Zuchtwahl mit tiefern (Art bildenden) Evolutionsfactoren (Mutationstheorie) aussehen mag, dürfte noch in das Gebiet der Fragezeichen gehören. Etwas steht wohl dahinter, wahrscheinlich etwas Unvermuthetes und recht Complicirtes.

Interessant ist es jedenfalls beim jetzigen Stand unserer systematischen Kenntniss der Ameisen, deren geographische Weltfaunen zu vergleichen. Dieselben decken sich wohl im Grossen und Ganzen mit denjenigen der andern Lebewesen der Landfauna. Viele Kosmopoliten reisen beständig mit den Schiffen, inficiren besonders die Inseln und zerstören ihre im Allgemeinen schwächere Localfauna derart, dass manche insulare Ursprungsfauna bereits nicht mehr existirt, so in den Sandwich-Inseln, Réunion etc. Es ist staunenswerth, wie viele kosmopolitische Ameisenarten auf Seeschiffen wohnen (ich fand selbst 3 oder 4 Arten in Seeschiffen wohnend). Viel mehr aber werden mit Pflanzen importirt und exportirt. Aus der Pflanzenschutzstation in Hamburg bekam ich in 2 Jahren 29 verschiedene auf diese Weise importirte exotische Ameisenarten, darunter eine aus Tasmanien zurück (!) importirte europäische Art. Solche Missethaten haben bereits starke Verwirrungen in manche Ameisenfauna gebracht: im Ganzen und Grossen kann man sich aber dennoch aus-

kennen. Ueber die bekannte Verwandtschaft der nearktischen mit der paläarktischen Fauna will ich keine Worte verlieren; wir finden hier die gleichen Verhältnisse wie bei andern Insecten. Höchst interessant dagegen scheint mir die Thatsache, dass die Erforschung der Ameisenfauna Neuseelands, Patagoniens und Süd-Australiens die volle Bestätigung der Ansicht Ihering's und anderer über eine primitive antarktische Fauna bringt und dass die antarktische Ameisenfauna mit der arktischen Fauna nur Convergenz-, aber durchaus keine stammverwandtlichen Beziehungen verräth. Unsere sämmtlichen arktischen (paläarktischen und nearktischen) Gattungen *Formica*, *Lasius*, *Polyergus* Latr., *Formicoxenus* Mayr, *Myrmica* Latr., *Leptothorax* Mayr und *Tomognathus* Mayr fehlen dort vollständig und sind durch die antarktische Gattung *Melophorus* Lubbock und durch die ebenfalls antarktische Untergattung *Acanthoponera* Mayr ersetzt, die wiederum in der arktischen Fauna total fehlt. Diejenigen Gattungen dagegen, welche mit den Tropen gemeinschaftlich sind, sind meist andere als diejenigen tropischen Gattungen, welche in den kältern Zonen der nördlichen Hemisphäre Ausläufer zeigen. Als solche sind in den arktischen Faunen *Camponotus* Mayr, *Solenopsis* Westw., *Stenamma* Westw., *Myrmecina* Curtis, *Tetramorium* Mayr, *Dolichoderus* Lund, *Discothyrea* Rog. und *Ponera* Latr. zu nennen. In der antarktischen Hemisphäre dagegen, d. h. in der kalten antarktischen Fauna, finden wir von tropischen Gattungen folgende vertreten: *Monomorium* Mayr (sehr zahlreich, mit einer nahen, speciell neuseeländischen Gattung *Huberia* Forel), *Dorymyrmex* Mayr, *Stramigenys* Smith, (mit einer nahe verwandten neuseeländischen Gattung *Orectognathus* Smith), *Discothyrea* Rog., *Amblyopopone* Erichson und *Ponera* Latr. Es ist dabei zu vermerken, dass die Gattungen *Monomorium* Mayr und *Stramigenys* Smith in der ganzen Tropenwelt, in der nördlichen Hemisphäre aber nur in warmen Gegenden, höchstens bis zum südlichen Abhang der Alpen, vorkommen. *Dorymyrmex* Mayr ist dagegen eine specifisch neotropische Gattung mit einer oder zwei nur in der Südspitze Südamerikas vorkommenden antarktischen Formen, während *Amblyopopone*-Arten antarktisch nur in Neuseeland vorzukommen scheinen und mit den australischen und malayischen Formen der Gattung verwandt sind. Die specifisch antarktischen Gruppen *Melophorus* und *Acanthoponera* kommen zugleich in Neuseeland, Australien und Südamerika vor, *Melophorus* mit einigen tropisch australischen und *Acanthoponera* mit einigen tropisch südamerikanischen Formen. Nur die Gattungen *Ponera* und

Discothyrea sind der arktischen, tropischen und antarktischen Fauna gemeinsam. Eine antarktische *Ponera* (*P. castanea* Mayr) ist jedoch mit tropischen Formen verwandt und von den arktischen total verschieden.

Ich frage nun, wenn unabhängig von Zuchtwahl und Anpassung, von innen heraus allein, die Factoren der Artbildung wirken würden, warum haben sich nicht im gleichen Klima arktisch und antarktisch die gleichen Artengruppen gebildet? Und warum tritt umgekehrt die erwähnte Verwandtschaft mit tropischen Gruppen, und zwar je mit verschiedenen für die arktische und antarktische Fauna, auf? Die Einwirkung des Klimas kann man übrigens recht deutlich bei der Gattung *Melophorus* beobachten, deren specifische kalte Formen, offenbar in Folge von Convergenz durch das Klima, eine grosse äussere Aehnlichkeit mit unsern arktischen *Lasius*-Formen zeigen. Warum hat sich ferner die Gattung *Monomorium* durch besondere Arten antarktisch an die Kälte angepasst, arktisch dagegen nicht? Wohl doch, weil die Concurrenzverhältnisse der Arten in beiden Faunen sehr verschieden waren, d. h. Anpassung und Zuchtwahl in Folge des Lebenskampfes?

Es würde mich zu weit führen, wenn ich hier noch weitere Erscheinungen der Ameisengeographie erwähnen würde, wie sie aus den andern Thiergruppen bekannt sind, z. B. das Vorhandensein eigenthümlicher Merkmale bei ganzen Artengruppen bestimmter Länder oder Faunen u. dgl. m. Zu irgend einem Schluss wollte ich nicht kommen, sondern nur eine kurze Uebersicht der Eigenthümlichkeiten des Polymorphismus und der Variationen bei den Ameisen geben, wie wir Myrmekologen sie bis heute beobachten konnten. Ich wollte auch nicht diese Uebersicht ins Detail verfolgen, weil es bei einer Weltfauna von ca. 4900 (incl. Varietäten) bereits beschriebenen Formen viel zu weit führen würde. Ich möchte zum Schluss nur noch den folgenden Passus aus dem 2. Band von Hugo de Vries (Die Mutationstheorie) citiren.

„Unsere Erörterungen haben uns auf den verschiedensten Wegen stets zu der Erkenntniss geführt, dass es zwischen ältern und jüngern Eigenschaften thatsächlich einen prinzipiellen Gegensatz giebt, der sowohl auf dem Gebiet der Entstehung der Arten, wie auf jenem der künstlichen Bastardirungen überall sich klar ausspricht. Denn einerseits können Formen aus einander entstehen ohne Bildung neuer Anlagen, nur durch Ueberführung bereits vorhandener in andere Zustände, wie latent und activ, anderseits aber

unter dem Auftreten wirklich neuer elementarer Eigenschaften. Auf dem letztern Vorgang beruht der Fortschritt in der Organisation, auf dem erstern zu einem guten Theil die Mannigfaltigkeit der Formen."

Ob dieser apodiktische Satz ohne weiteres und immer zutrifft, wollen wir sehr dahingestellt sein lassen. Ich bitte, dasjenige zu bedenken, was ich Eingangs sagte. Die zukünftigen Forschungen werden uns sicher noch viele Ueberraschungen und Aufklärungen bringen, und wir wollen denselben nicht vorgreifen.

Chigny bei Morges (Schweiz), Juli 1903.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Kenntniss des Polymorphismus der Ameisen.

Von

C. Emery,
Professor in Bologna.

Hierzu 6 Abbildungen im Text.

I. Ueber Wachsthumsgesetze des Insectenleibes.

Zu den interessantesten morphologischen Erscheinungen der Ameisengesellschaften gehört zweifelsohne der Polymorphismus des weiblichen Geschlechtes und namentlich die Vielgestaltigkeit innerhalb des Standes der Arbeiterinnen, d. h. der sterilen oder substerilen Weibchenformen.

Wodurch entsteht eigentlich diese Vielgestaltigkeit? Wird sie wenigstens zum Theil durch Verschiedenheiten der Keimanlage bedingt? oder durch verschiedene Ernährungszustände allein? — Letztere These halte ich für die richtige und habe dieselbe in einer dem Internationalen Zoologencongress in Leiden vorgelegten Schrift (1896) behauptet und fest zu begründen versucht. Ich habe angenommen, dass durch verschiedene Ernährungsweise einerseits fruchtbare und unfruchtbare Weibchen, andrerseits grosse und kleine Individuen gezüchtet werden; dem zu Folge können in jeder Art grosse und kleine Weibchen, grosse und kleine Arbeiterinnen gedacht werden und dazwischen alle möglichen Stufen der Grösse und der Fruchtbarkeit. Ferner habe ich angenommen, dass die mannigfachen Formunterschiede, welche sich zwischen grossen und kleinen Arbeiterinnen,

resp. Arbeiterinnen und Soldaten bemerken lassen, einzig und allein die Folgen besserer oder schlechterer Ernährung der betreffenden Individuen sind. Es sind also nach meiner Ansicht die Anlagen der Körpertheile resp. der Körpereigenschaften im Keim aller Arbeiterinnen und Weibchen gleichartig, nur werden dieselben durch qualitative und quantitative Ernährungsdifferenzen verschiedenartig afficirt. Nur eine Art Unterschiede möchte ich für den Keim der grossen und kleinen Individuen annehmen, nämlich die ungleichgradige Fähigkeit üppiger Ernährung bei gleich reichlicher Zufuhr von Nahrungsstoffen. Aber derartige Unterschiede dürfen für jede Art lebender Wesen vorausgesetzt werden und gehören in das Gebiet der sog. individuellen oder fluctuirenden Variation der Organismen. Auf denselben beruht zum Theil der Grössenunterschied der Individuen und bei vielen Insecten die mit der Grösse verbundenen Formunterschiede gewisser Körpertheile, z. B. der Mandibeln bei Lucaniden-Männchen, der Hörner am Kopf und Thorax bei vielen Lamellicorniern u. s. w.

Wird Vorhergehendes zugegeben, so muss weiter angenommen werden, dass das Wachsthum der einzelnen Körpertheile besondern Correlationsgesetzen unterliegt, welche zum Theil allgemeinere, zum Theil für die besondere Art eigenthümliche, d. h. specifische, sind. Bei der Zu- oder Abnahme der Körpergrösse werden die einzelnen Organe ungleichmässig und nicht zugleich afficirt; bei Arten, welche in der Grösse stark variiren und dabei ihre Gestalt verändern, giebt es dem entsprechend kritische Grössen, ober- und unterhalb welcher der eine oder der andere Körpertheil Veränderungen aufweist.

In einer frühern Arbeit (1901) habe ich die Variation der Arbeiterinnen von *Dorylus* untersucht. Für *D. affinis* Shuck., von welcher Art mir das reichlichste Material vorlag, ergaben sich in der Stufenleiter der Körperlängen zwei solche kritische Stellen: eine obere zwischen 7 und 8 mm, eine untere zwischen 2,5 und 2,2 mm. Innerhalb jener Grenzen geht die Grössenvariation ohne bedeutende Veränderungen der Form des Kopfes und anderer Körpertheile vor sich. Ueber der obern Grenze wächst der Kopf im Verhältniss zur Körperlänge sehr stark und verändert dabei seine Form (Soldatenbildung); unter der untern Grenze treten noch bedeutendere Unterschiede auf: die Pubescenz wird stärker und reichlicher, der Clipeus bekommt einen vorragenden Lappen, die Kopfseiten werden nach vorn convergent, und die Zahl der Fühlerglieder sinkt von 11 rasch auf 8 und in einzelnen Arbeiterinnen sogar auf 7 (Pygmäenbildung).

Obschon mir von andern Arten keine so vollständige Reihe vorlag wie von *D. affinis*, konnte ich erkennen, dass ähnliche Reihen und kritische Grössen auch für die andern Arten der Gattung zusammengestellt und bestimmt werden können. An der kritischen Stelle selbst, besonders der untern, lässt sich aber erkennen, dass nicht alle Individuen gleicher Grösse sich in Bezug auf Form gleich verhalten; besonders deutlich erschien dies bei *D. fimbriatus* Shuck. Solche Unterschiede gehören in das Gebiet der individuellen Variabilität. Sie veranschaulichen das ungleiche Verhalten der Organanlagen unter gleichen Ernährungszuständen bei verschiedenen Individuen.

Der Polymorphismus der *Dorylus*-Arbeiterinnen ist dadurch besonders interessant, dass in dieser Gattung die Tendenz zur Scheidung von drei Classen oder Kasten der Arbeiterinnen sich kund giebt: den Soldaten, Arbeiterinnen und Pygmäen. Jene Tendenz tritt nicht nur in der Bestimmung von kritischen Grössen zu Tage, sondern auch in der relativen Seltenheit der Exemplare, welche gerade an jenen Grenzen stehen.

Es giebt noch andere Ameisenarten mit drei Formen von Arbeiterinnen, z. B. *Atta*, wo ausser riesenköpfigen Soldaten mittelgrosse Arbeiterinnen (Blattschneider) und Pygmäen (Pilzgärtner) unterschieden werden können. Es hat mir aber bis jetzt an geeignetem Material gefehlt, um die Häufigkeits- und Maassverhältnisse derselben zu untersuchen und ihre Wachsthumsgesetze zu bestimmen. Bei der ziemlich vollkommenen Kenntniss, die wir von der Biologie der *Atta* haben, würde eine solche Untersuchung besonders interessant gewesen sein, weil das sich aus derselben etwa ergebende Wachsthumsgesetz als Anpassungserscheinung betrachtet werden könnte.

Bei vielen Ameisen kommen Arbeiterinnen und Soldaten vor, welche mit einander entweder durch Mittelformen verbunden sind oder nicht. In letzterm Fall lässt sich auch hier erkennen, dass die Veränderung der Form und Grösse des Kopfes nicht etwa proportional zur Körperlänge zunimmt, sondern erst bei einer bestimmten Dimension ansetzt.

Die Grösse des Körpers und seiner einzelnen Theile sowie deren gegenseitige Verhältnisse unterliegen allgemeinen und specifischen Wachsthumsgesetzen, welche den Polymorphismus bestimmen und die Wirkung der Ernährung sowie besonderer Ernährungs-

und Wachsthumsreize auf das sich entwickelnde Insect reguliren.[1])

II. Durch Parasitismus von *Mermis* hervorgerufene Veränderungen bei amerikanischen Ameisen.

Vor mehreren Jahren habe ich (1890) von zwei südamerikanischen *Odontomachus*-Arten seltsame Formen beschrieben, welche vor gewöhnlichen Arbeiterinnen durch den gewaltig grossen, prall gedehnten Hinterleib und zugleich durch den kleinen, hinten schmalen Kopf ausgezeichnet sind. Ich hielt diese Formen damals für echte flügellose und arbeiterartige Weibchen; da aber von allen beiden Arten das normale, geflügelte Weibchen bekannt ist, musste ein Dimorphismus des Weibchens angenommen werden. Als normale Formen betrachtet, waren die vermeintlichen flügellosen Weibchen in einem Schema, welches ich später (1896) für den Ernährungspolymorphismus der Ameisen construirte, schwierig anzubringen; deswegen betrachtete ich dieselben als atavische Erscheinung, entsprechend der normalen, arbeiterartigen, echten Weibchenform, wie sie bei andern Ameisengattungen und Arten vorkommt, z. B. bei *Leptogenys* sowie bei den mit *Odontomachus* nahe verwandten Formen *Anochetus ghiliani* Spin. und *Champsomyrmex coquereli* Rog., von welchen geflügelte Weibchen bis jetzt nicht bekannt sind. Diese Anschauung stand in Beziehung zu der von mir ausgesprochenen Hypothese, dass die Weibchen der Ameisen ursprünglich flügellos gewesen seien und erst später Flügel bekommen hätten.

Auch von andern Ameisenarten wurden mir nach und nach ähnliche flügellose Individuen mit geschwollenem Bauch und mehr oder weniger kleinem Kopf bekannt; aus dem Hinterleibsende eines solchen Stückes von *Pachycondyla fuscoatra* Rog. ragte eine Schlinge eines Fadenwurmes hervor. Ich steckte das Exemplar als Curiosum in meine Sammlung, ohne an einen gesetzmässigen Zusammenhang zwischen Missbildung der Ameise und Parasitismus des Wurmes zu denken. Erst später entstand in mir der Verdacht, dass der Parasit an der Veränderung der Gestalt dieser und anderer Ameisen die Schuld tragen dürfte, und zwar in Folge des Erscheinens einer Schrift von Wheeler (1901) über einen ähnlichen Fall bei *Pheidole commutata* Mayr.

1) Vgl. hierüber Emery (1894).

Letzterer Fall betrifft eine Anzahl dickleibiger Individuen, welche Wheeler in einem Nest der genannten Art gesammelt hatte. Der Kopf war grösser als der einer Arbeiterin, der Thorax (nach der Abbildung zu urtheilen) dem eines Soldaten ähnlich, der stark geschwollene Hinterleib liess durch die gedehnte Verbindungshaut der Segmentplatten einen zusammengeknäuelten, den ganzen Hinterleib ausfüllenden Fadenwurm erkennen.

Wheeler bezeichnet diese Ameisenform als „Macroergates", angeblich im Sinne Wasmann's, aber wohl nicht ganz richtig, denn Wasmann (1895, p. 606) definirt die Macroergates als „Individuen, die nur in der Körpergrösse den Weibchen sich anormal nähern, sonst (auch in der Hinterleibsentwicklung) normale Arbeiterinnen sind". — Wheeler vermuthet, dass die anormale Gestalt in Folge der Wirkung des bereits im Larvenzustand eingedrungenen Parasiten entstanden sei, worin ich ihm vollkommen beipflichte.

Ich selbst (1890) habe damals zwei ähnliche Exemplare von *Pheidole absurda* For. aus Costa Rica beschrieben: ich hielt dieselben da ich an den getrockneten Thieren die Windungen des im Hinterleib zusammengeknäulten Wurmes nicht sehen konnte, für ergatoide Weibchen. Als ich aber später die Ameise in Wasser erweichte, erkannte ich den Wurm sehr deutlich. Auf die Vergleichung der Exemplare mit andern Formen der Species werde ich weiter unten nach Besprechung der bei Ponerinen beobachteten Fälle von *Mermis*-Parasitismus zurückkommen.

Odontomachus haematoda L.

Von dieser Art erhielt ich durch Herrn A. Alfaro aus Costa Rica 3 Exemplare der mikrocephalen Arbeiterin. Davon sind 2 noch in meinem Besitz. Sie gehören zur typischen Form der Art, welche in Centralamerika gemein ist. Ich gebe hier die Profilumrisse sowohl der anomalen Form wie der normalen Arbeiterin und des Weibchens, die betreffenden Köpfe in der Ansicht von oben; alles in gleicher Vergrösserung.

Beim Weibchen ist der Kopf im Vergleich zur normalen Arbeiterin deutlich kleiner, in der Occipitalregion etwas schmäler und flacher, die Augen sind grösser, gewölbter und die Ocellen wohl entwickelt; der Petiolus ist bedeutend höher als bei der Arbeiterin, der Hinterleib höher und dicker.

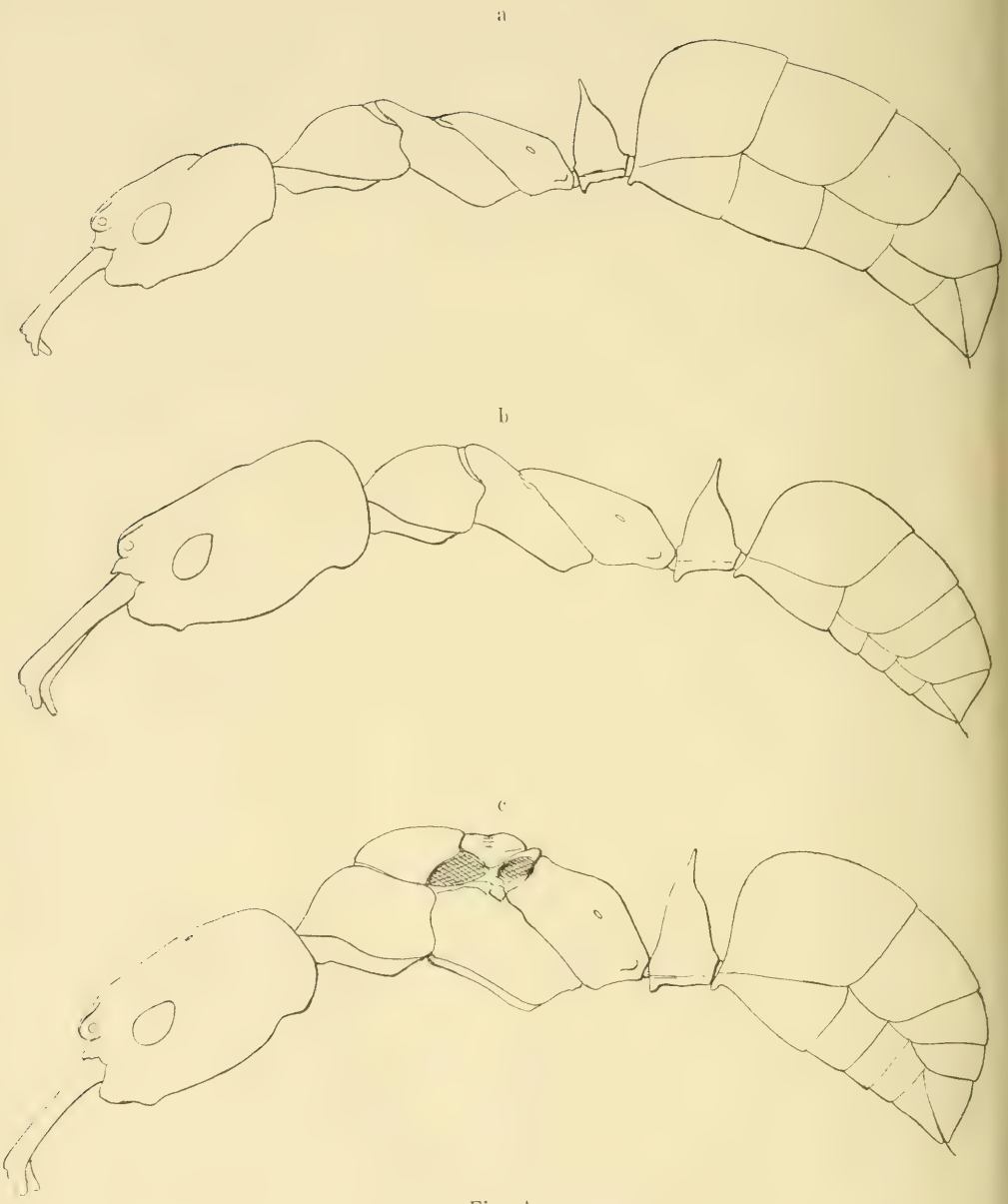


Fig. A.

Odontomachus haematoda L.

a Mit *Mermis* behaftete Arbeiterin im Profil. b Normale Arbeiterin. c Normales Weibchen.

Die anomale Arbeiterin ist besonders durch die Kleinheit und die eigenartige Gestalt des Kopfes ausgezeichnet. Derselbe ist nicht nur kürzer und schmäler als bei der Arbeiterin; besonders ist der Hinterhaupttheil verschmälert, mit mehr parallelen Seiten, hinten gerade abgestutzt (bei Arbeiterinnen und Weibchen hinten deutlich

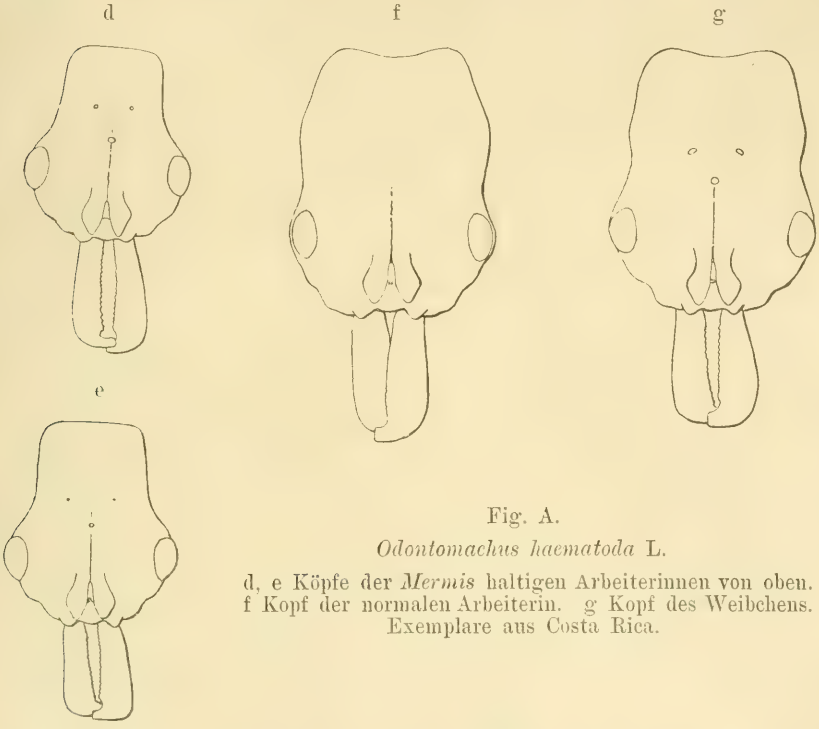


Fig. A.

Odontomachus haematoda L.

d, e Köpfe der *Mermis* haltigen Arbeiterinnen von oben. f Kopf der normalen Arbeiterin. g Kopf des Weibchens. Exemplare aus Costa Rica.

ausgerandet), und auf dem Scheitel erscheinen die Ocellen, in einem Exemplar alle drei recht deutlich, in einem andern nur der vordere unpaare, während das Paar der hintern nur durch punktartige Grübchen angedeutet ist. Der Thorax ist arbeiterartig, der Hinterleib umfangreicher als der des Weibchens, aber das Postpetiolarsegment viel kürzer; ich möchte sagen, dass der Hinterleib in seiner Bildung zwischen Arbeiterin und Weibchen die Mitte hält, dabei aber in hohem Grad angeschwollen ist.

Das Exemplar mit stärker entwickelten Ocellen wurde aufgeweicht und geöffnet: der Hinterleib enthielt 4 Würmer von je 60 mm Länge.

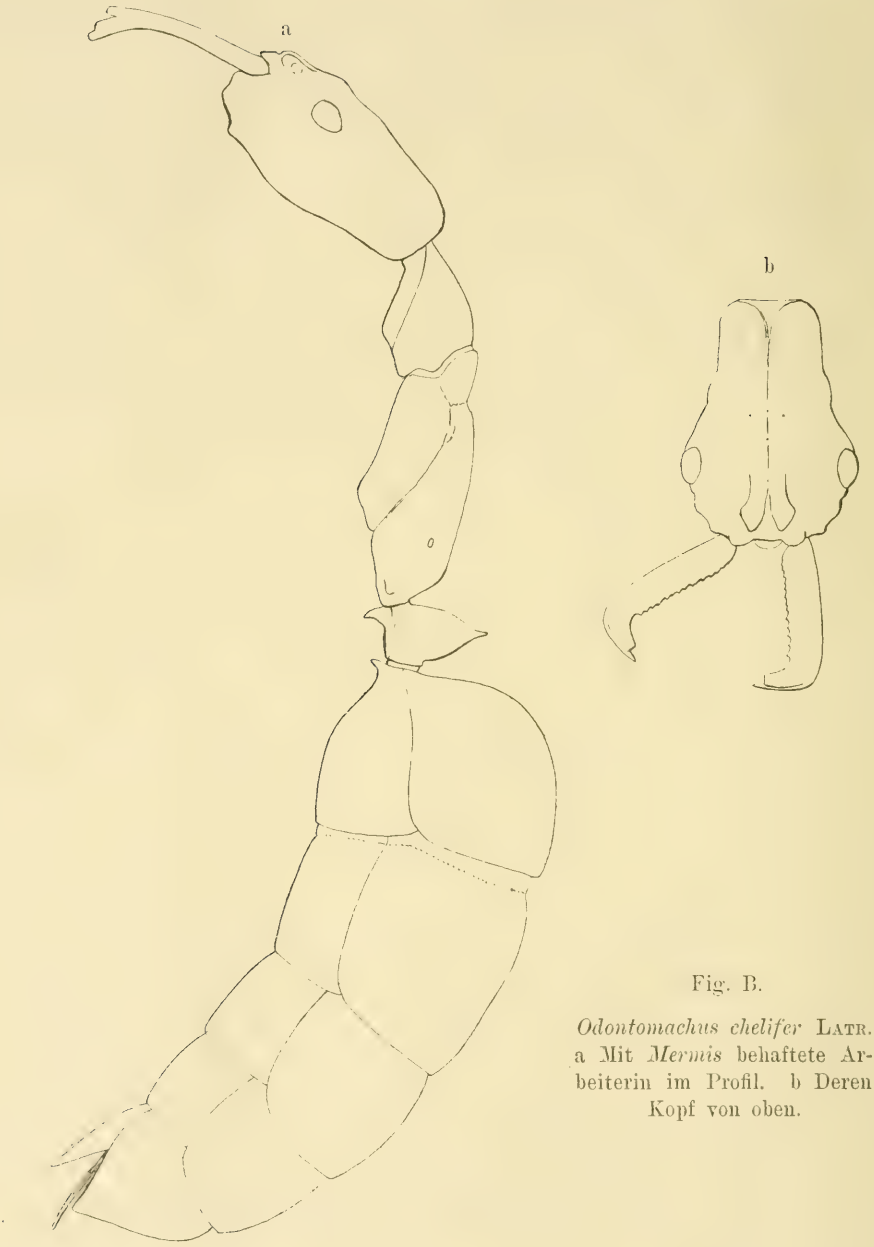


Fig. B.

Odontomachus chelifer Latr. a Mit *Mermis* behaftete Arbeiterin im Profil. b Deren Kopf von oben.

Odontomachus chelifer Latr.

Die einzige mikrocephale Arbeiterin stammt aus Rio Grande do Sul (gesammelt von Herrn Prof. H. von Ihering). In dieser Art ist die Grösse der normalen Arbeiterin veränderlich; ich habe den Kopf einer kleinern Arbeiterin abgebildet und um denselben den

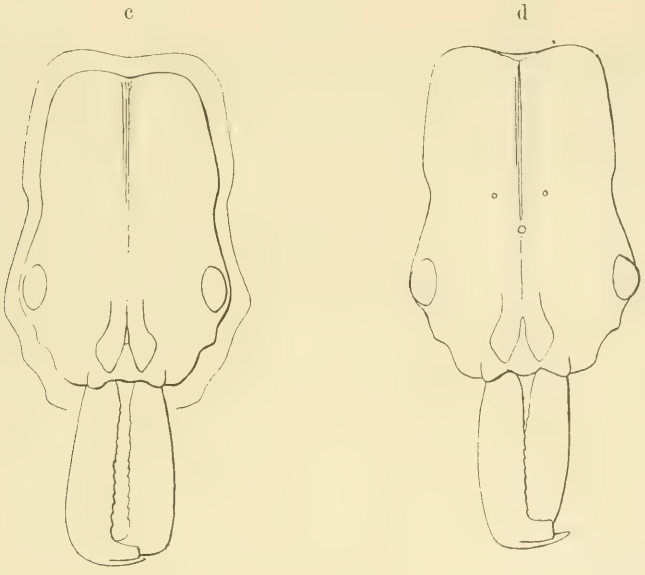


Fig. B.

Odontomachus chelifer Latr.

c Kopf einer grossen und einer kleinen Arbeiterin in einander gezeichnet. d Kopf des Weibchens. Alle Exemplare aus Rio Grande do Sul.

Umriss des grössten mir vorliegenden Arbeiterinnenkopfes, beide aus Rio Grande.[1]) Der Kopf des Weibchens ist, mit dem der grossen Arbeiterin verglichen, schmäler, hinten mit mehr geraden und parallelen Seiten und hat wie bei *O. haematoda* grössere Augen und ausgebildete Ocellen. Unterschiede des Petiolus und Hinterleibes wie bei *O. haematoda.*

1) Eine grössere Form (*O. theresiae* For.) findet sich in Centralamerika.

Bei der mikrocephalen Arbeiterin ist der Kopf auffallend schmal, besonders hinten verschmälert und daselbst mit geraden, parallelen Seiten. Ocellen sind nicht ausgebildet, sondern nur als Grübchen angedeutet. In Bezug auf Thorax und Abdomen gilt das von *O. haematoda* Gesagte. Das Exemplar wurde nicht aufgeschnitten, sondern nur in Wasser erweicht, wodurch die Schlingen des den Hinterleib ausfüllenden Wurmes deutlich sichtbar wurden.

Pachycondyla fuscoatra Roc.

Die abgebildeten Exemplare, aus Bolivien stammend, kaufte ich von der Firma Staudinger & Bang-Haas. Der Kopf des mit *Mermis* behafteten Exemplars ist etwas kleiner und deutlich flacher als der einer normalen Arbeiterin, nach hinten besonders auffallend verschmälert und am Occipitalrand gerade abgestutzt (bei Arbeiterinnen und Weibchen weitbogig ausgerandet); keine Ocellen. Thorax durchaus arbeiterartig. Petiolus höher und dünner, daher weibchenartig. Der Hinterleib ist ganz besonders gross, das Postpetiolarsegment

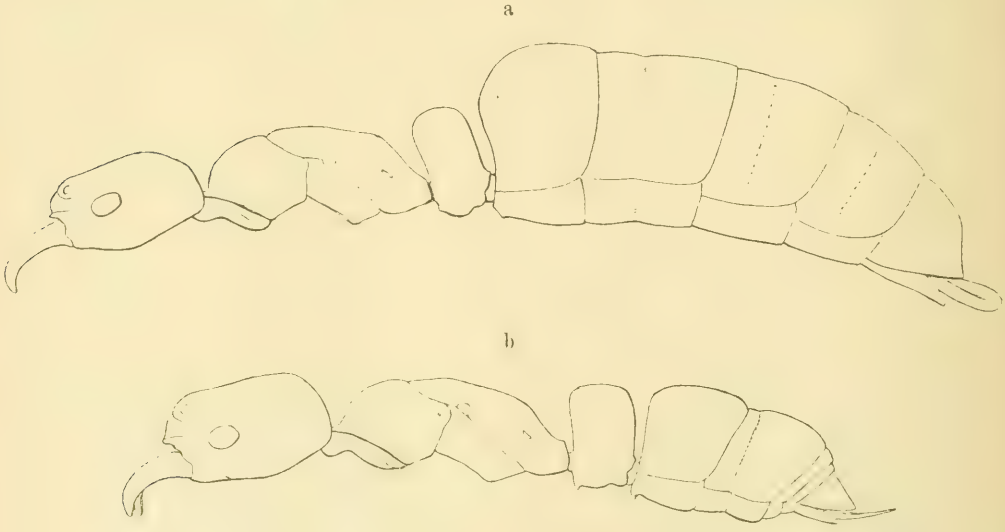


Fig. C.

Pachycondyla fuscatra Roc.

a Mit *Mermis* behaftete Arbeiterin im Profil. b Normale Arbeiterin.

hoch und stark gewölbt, der Hinterleib überdies sehr gedehnt. Von der Endspalte ragt eine Schlinge des Wurmes hervor. Das Exemplar wurde nicht secirt.

In dieser Art unterscheidet sich der Kopf des Weibchens in seiner Form kaum von dem der Arbeiterin; er ist nur grösser und mit grössern Augen sowie mit Ocellen ausgestattet.

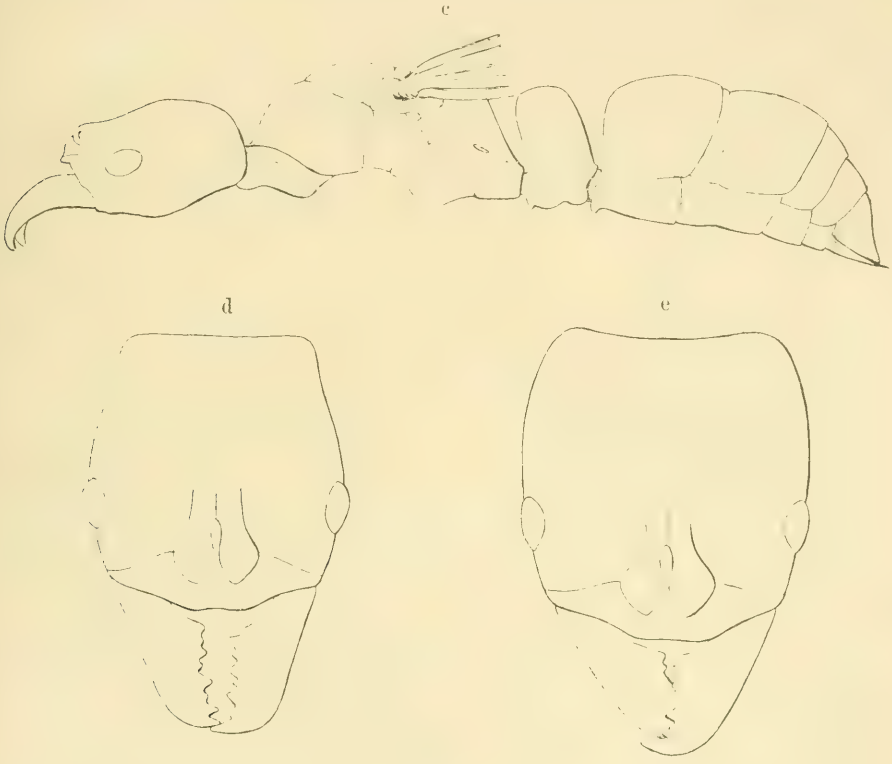


Fig. C.

Pachycondyla fuscoatra Roc.

c Weibchen. d Kopf der *Mermis*-haltigen Arbeiterin. e Kopf der normalen Arbeiterin. Exemplare aus Bolivien.

Neoponera villosa F. *subsp. inversa* F. Sm. [1])

Exemplare aus Venezuela (gesammelt von Herrn E. Simon). Die Mikrocephalie des mit *Mermis* behafteten Thieres ist nicht so auf-

1) Laut brieflicher Mittheilung von Herrn Lieut. Col. C. T. Bingham

fallend wie bei *Odontomachus*, aber bedeutender als bei *Pachycondyla fuscoatra*. Der Kopf ist kaum kürzer als bei der normalen Arbeiterin.

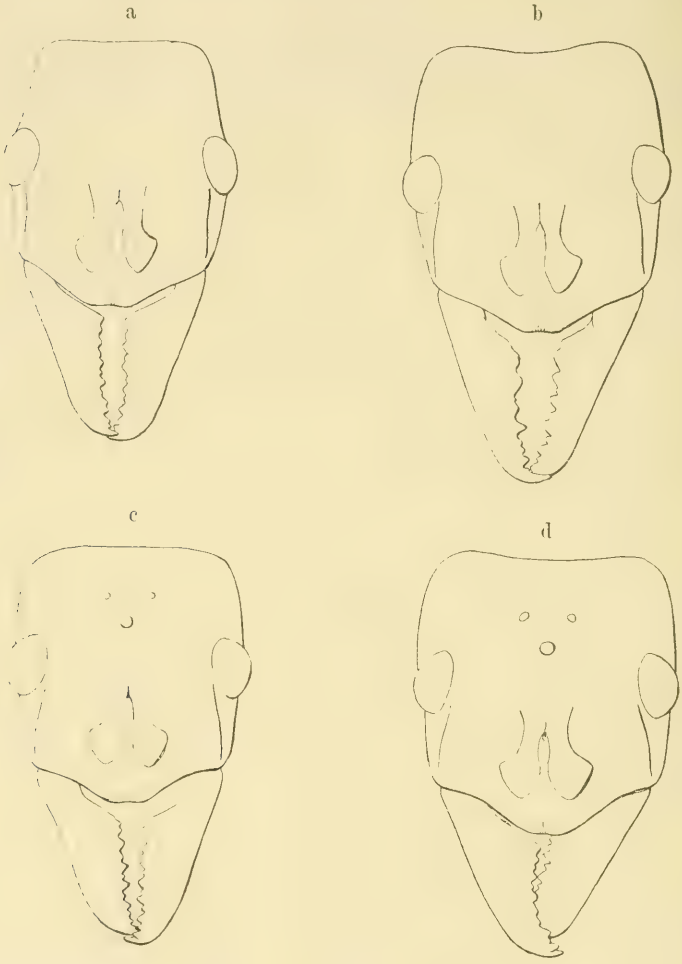


Fig. D.

Neoponera villosa inversa F. Sm.

a Kopf der *Mermis*-haltigen Arbeiterin. b Kopf der normalen Arbeiterin. c Kopf des kleinen Weibchens. d Kopf des gewöhnlichen Weibchens. Exemplare aus Venezuela.

ist der Typus von *Ponera inversa* F. Sm. im British Museum ein abgeriebenes Exemplar der von Forel als *Pachycondyla villosa var. curvinodis* beschriebenen Form.

aber viel schmäler. Keine Ocellen. Thorax und Petiolus arbeiterartig; Hinterleib deutlich höher und breiter als bei normalen Arbeiterinnen, aber nicht besonders stark in die Länge gezogen. Aus dem Hinterleib extrahirte ich einen 18 cm langen Wurm.

Bei *N. inversa* ist das Weibchen bedeutend grösser als die Arbeiterin, aber sein Kopf hat ungefähr die Grösse und Form des normalen Arbeiterkopfes; nur sind die Augen etwas grösser und die Ocellen ausgebildet.

Bei einem kleinen Weibchen aus Venezuela, welches etwa so gross ist wie eine gewöhnliche Arbeiterin und dessen Thorax schmal aber sonst normal gebildet ist, erscheint der Kopf bedeutend schmäler, aber nicht so schmal wie bei der mit *Mermis* behafteten Arbeiterin: die Ocellen sind ausgebildet. Der Hinterleib wurde geöffnet und enthielt keinen Wurm.

Paraponera clavata F.

Unter vielen Arbeiterinnen dieser Riesenameise, die ich durch Auswahlsendungen der Firma Staudinger & Bang-Haas zu sehen bekam, fand ich ein durch besonders dicken Hinterleib ausgezeichnetes Exemplar, welches ich als vermuthliche Ergatogyne für meine Sammlung erwarb. Abgesehen von der Schwellung des Hinterleibes, war das Thier von einer normalen Arbeiterin nicht zu unterscheiden. Dem geöffneten Hinterleib entnahm ich einen durch Verwesung alterirten, mindestens 15 cm langen Fadenwurm.

Pheidole absurda For.

Zuletzt komme ich zu *Pheidole*. Das von mir damals beschriebene Exemplar von *Ph. absurda* entspricht vollkommen dem von Wheeler dargestellten Fall von *Ph. commutata*. Der längliche Kopf ist grösser als der einer Arbeiterin, viel kleiner als der eines Soldaten; er steht in der Form zwischen beiden: der Thorax ist ganz wie der eines Soldaten gebildet, aber etwas grösser; der enorme Hinterleib ist nicht nur ausserordentlich gedehnt, sondern seine Segmente sind zugleich viel grösser als die des Soldaten. Eine Vergleichung mit dem normalen Weibchen kann ich nicht anstellen, da letzteres von *Ph. absurda* nicht bekannt ist.

Ich glaube trotzdem eine Deutung der *Mermis*-haltigen arbeiterartigen Exemplare von *Pheidole* versuchen zu dürfen: ich halte die-

selben für mikrocephale Soldaten. — Man könnte aber auch an durch Parasitismus castrirte und mikrocephal gewordene echte Weibchen denken. — Dagegen würde die geringe Ausbildung der Ocellen und der soldatenartige Thorax sprechen. Ich glaube nicht, dass letztere

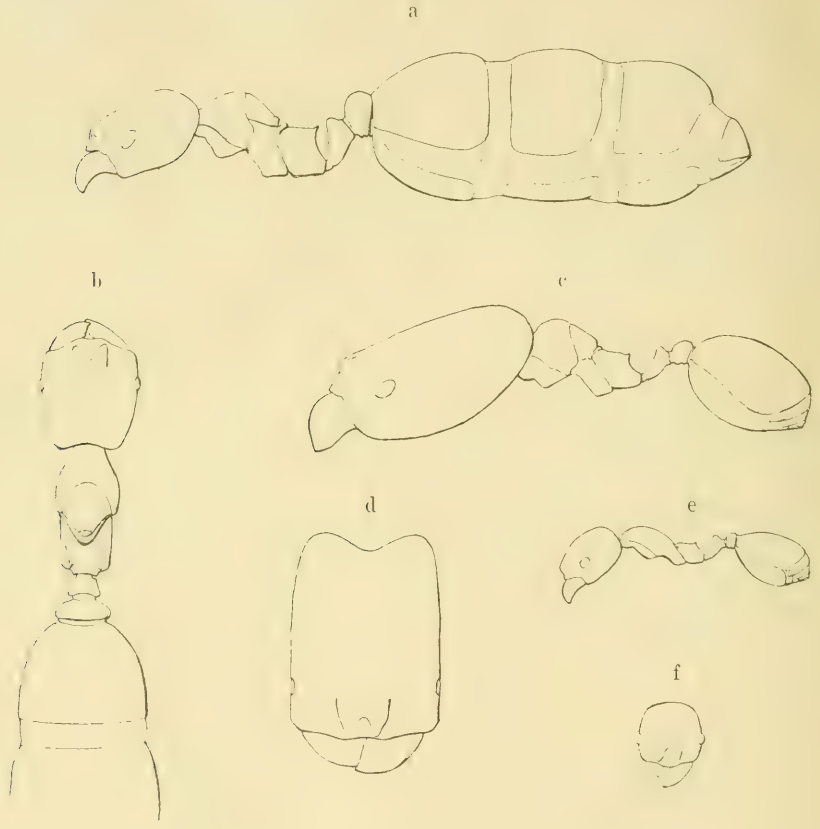


Fig. E.

Pheidole absurda For. aus Costa Rica.

a Mit *Mermis* behaftetes Exemplar (Soldat?) im Profil.
b Mit *Mermis* behaftetes Exemplar (Soldat?) von oben. c Soldat im Profil.
d Dessen Kopf von oben. e Arbeiterin im Profil. f Deren Kopf von oben.

Erklärung die richtige sei, bin aber nicht im Stande, dieselbe mit voller Sicherheit zurückzuweisen.

Nach dieser Aufzählung des zusammengestellten Materials will ich gleich bemerken, dass alle mir bekannten Fälle von *Mermis-*

Parasitismus bei Ameisen aus Amerika stammen. Die betreffende Art (ob nur eine?) scheint also ausschliesslich amerikanisch zu sein.

Nach den oben mitgetheilten Resultaten der Untersuchung der flügellosen, weibchenartigen Arbeiterinnen dürfte der Verdacht nicht ganz unberechtigt erscheinen, die von Ponerinen und andern Ameisen beschriebenen flügellosen, arbeiterartigen Weibchen seien keine echten normalen Weibchen, sondern ebenso durch Parasitismus umgebildete Arbeiterinnen. Ich habe ein solches Weibchen von *Champsomyrmex coquereli* (Madagascar) darauf untersucht und in dessen Leib keinen Wurm gefunden. Es ist aber zu bemerken, dass jenes Thier durchaus nicht mikrocephal ist, sondern im Gegentheil einen etwas grössern Kopf besitzt als die Arbeiterin. Ebenso verhalten sich die arbeiterartigen Weibchen von *Leptogenys*. Für letztere Gattung ist überdies nachgewiesen, dass kein geflügeltes Weibchen vorkommt, sondern nur arbeiterartige, wie Wheeler (1900) für eine nordamerikanische Art (*L. elongata* Buckl.) und H. Brauns, nach brieflichen Mittheilungen, für süd-afrikanische Arten nachgewiesen haben. Ebenso ist von *C. coquereli* kein geflügeltes Weibchen bekannt. Es ist also zweifellos, dass es Ameisenarten giebt und sogar eine ganze, artenreiche Gattung (*Leptogenys*), welche nur flügellose, arbeiterartige Weibchen besitzen.

Ich glaube den Satz aufstellen zu dürfen, dass bei keiner bekannten Ameisenart geflügelte und flügellose Weibchen als Ausdruck eines gesetzmässigen Dimorphismus nachgewiesen sind. Es können zwar Mittelstufen zwischen Arbeiterin und Weibchen vorkommen; solche Formen, wie sie z. B. bei gewissen *Ponera* nicht selten sind, halten in allen ihren Eigenschaften eine Mittelstellung zwischen Arbeiterin und Weibchen. Von welchen Ernährungsverhältnissen ihre Entstehung abhängt, ist hier nicht der Ort zu discutiren. Die bei *Polyergus* vorkommenden arbeiterartigen Königinnen kann ich nicht als normale Weibchen anerkennen, da sie, wie Wasmann (1895) beobachtet hat, nur parthenogenetische Eier legen; wodurch ihre Entstehung bestimmt wird, bleibt unbekannt.

III. Der Gegensatz zwischen Kopf und Hinterleib.

Ich glaube, dass die merkwürdige Erscheinung der Mikrocephalie bei den mit *Mermis* behafteten Ameisenarbeiterinnen auf ein allgemeines Wachsthumsgesetz des Ameisenleibes und vielleicht des Insectenleibes überhaupt zurückgeführt werden kann.

Wir müssen mit Wheeler annehmen, dass der parasitische Fadenwurm schon lange vor der Metamorphose in die Ameisenlarve eingedrungen ist und zu jener Zeit bereits eine bedeutende Grösse erreicht hatte. So lange die Larve ihre Walzen-, Spindel- oder Keulenform behält, mag der Wurm ihrem Gedeihen und Wachsthum schädlich sein oder nicht, aber er wird auf ihre äussere Gestalt nur einen geringen Einfluss üben. Sowie aber mit der Vorbereitung zum Puppenstadium die Schnürung des Leibes an der vordern Grenze des Hinterleibes zu Stande kommt, wird letzterm Abschnitt der ganze Wurm zugetheilt und dadurch im Vordertheil des Körpers, namentlich im Kopf, die durch den Parasiten bedingte mangelhafte Ernährung der Larve fühlbar, der Hinterleib dagegen vom Wurm ausgefüllt ungewöhnlich geschwollen erscheinen. Da der Thorax der normalen Arbeiterin als bereits ad minimum verschmächtigter Körpertheil einer weitern Reduction nicht fähig ist, so bleibt derselbe beinahe unverändert. Aber im Kopf werden die Folgen der mangelhaft gewordenen Ernährung stärker empfunden: für die Bildung der kräftigen Muskeln, welche die Mandibeln bewegen sollen, ist kein genügender Stoff mehr vorhanden: sie bleiben schmächtig, und mit ihnen erreicht der dieselben enthaltende Occipitalabschnitt des Kopfes nicht den normalen Umfang. Daher der in charakteristischer Weise hinten verschmälerte Kopf.

Schwieriger zu erklären scheint mir das Auftreten der Ocellen und die stärkere Ausbildung der Augen bei den durch Parasitismus entstandenen Mikrocephalen. Man könnte vermuthen, dass, in Folge der geringen Ausbildung des Occipitalabschnittes der Kopfkapsel, ein grösseres Quantum ektodermalen Anlagestoffes für die Augenbildung frei bleibt oder dass die geringere Masse der Kiefermuskeln für die Augen- und Ocellenanlagen günstigere Raum- und Ernährungsbedingungen schafft. Leider gestattete der Erhaltungszustand des trockenen Materials keine genauere anatomische Untersuchung der im Kopf enthaltenen Organe. Es scheint mir aber ausser Zweifel, dass hier etwas gesetzmässiges vorliegt.

Die Intensität der Wirkung des Parasiten auf die Gestaltung des Körpers und besonders des Kopfes ist nicht immer die gleiche: das Maass derselben hängt vom Grössenverhältniss des Wurmes zur Ameise ab. Je mehr der Umfang des Wurmes und damit die Vergrösserung des Hinterleibes der Ameise zunimmt, desto bedeutender die Veränderung des Kopfes. — Dem entsprechend ist im höchsten Grade *Pheidole* verändert, dann kommen die zwei Arten von *Odonto-*

machus und *Pachycondyla fuscoatra*, weiter *Neoponera inversa*, zuletzt *Paraponera*; bei dieser Riesenameise übte die Anschwellung des Hinterleibes keinen bemerkbaren Einfluss auf die Form des Kopfes mehr.

Wenn man die *Mermis*-haltigen Exemplare von *Pheidole absurda* als modificirte Weibchen betrachten will, so muss man annehmen, dass in Folge der Schwellung des Hinterleibes nicht allein der Kopf, sondern auch der Thorax der Reduction anheimgefallen ist.

Das gleiche Wachsthumsgesetz, welches das Grössenverhältniss von Kopf und Hinterleib der *Mermis*-haltigen Arbeiterinnen bestimmt, gilt auch für normale Ameisen. Ich bezeichne es als „Gesetz des Gegensatzes zwischen Kopf und Hinterleib" und möchte dasselbe etwa in folgender Form ausdrücken:

Bei der Bildung der Imago in der ausgewachsenen Ameisenlarve wird vorerst das für die zum Leben unentbehrlichen Organe Nöthige hervorgehoben, darunter namentlich für die im Hinterleib enthaltenen Verdauungs- und Geschlechtsorgane; die Bildung der äussern Gestalt des Kopfes und namentlich der Mandibeln und der dieselben bewegenden Musculatur wird nach dem Maass des übrig gebliebenen Anlagenmaterials regulirt. Vielleicht kommen dabei noch phylogenetische Momente in Betracht und werden dadurch phylogenetisch ältere Bildungen bevorzugt und bei Stoffmangel atavische Erscheinungen hervorgerufen.

Daraus ergiebt sich, dass, wenn bei der Metamorphose von zwei gleich grossen Larven der Hinterleib der einen grösser angelegt wird als bei der andern, der Kopf der erstern kleiner werden muss, weil für denselben ein geringeres Maass des larvalen Ernährungsmaterials übrig geblieben ist. Bei den *Mermis*-haltigen Arbeiterinnen wirkt der Parasit gerade wie ein aussergewöhnlich gross gewachsenes Organ des Hinterleibes auf die Kopfgrösse ein.

Ist Vorhergehendes richtig, so muss bei fruchtbaren Weibchen, wenn dieselben nicht oder wenig grösser sind als die Arbeiterinnen, der Kopf kleiner und schmäler sein als bei letztern, weil der die Ovarien enthaltende Hinterleib grösser ist als bei ihnen. Dass dem wirklich so ist, zeigen die *Odontomachus*-Weibchen zur Genüge; denn obgleich sie deutlich grösser und in allen andern Theilen kräftiger entwickelt sind als die Arbeiterinnen, ist ihr Kopf stets etwas schmäler als der der letztern. Noch schärfer kommt unser

Gesetz bei *Neoponera inversa* zum Ausdruck, wenn wir die normale Arbeiterin mit dem oben beschriebenen kleinen Weibchen und dem gewöhnlichen grossen Weibchen derselben Art vergleichen.

Der Kopf jenes kleinen Weibchens, welches dieselbe Länge hat wie eine gewöhnliche Arbeiterin, ist so auffallend schmäler als der einer Arbeiterin, dass ich beim ersten Blick dachte, eine mit *Mermis* behaftete Form vor mir zu haben. Erst bei genauerer Untersuchung bemerkte ich die weibliche Thoraxbildung und die Flügelstummel sowie die wohl ausgebildeten Ocellen; der Hinterleib enthielt, wie oben gesagt, keinen Wurm. — Dass bei den grossen Weibchen (gewöhnliche Form des Weibchens bei *P. inversa*) der Kopf ebenso gross oder grösser ist als bei den Arbeiterinnen, widerspricht überhaupt nicht dem Gesetz. Die jenen grossen Weibchen vorausgegangene Larve muss so gross und wohlgenährt gewesen sein, dass die in ihr aufgespeicherten Anlage- und Ernährungsstoffe genügten, um die Bildung eines weiblichen Hinterleibes und dazu noch die eines kräftigen Kopfes zu ermöglichen.

Bei den meisten Ponerinen sind diese Verhältnisse sehr einfach und leicht zu erkennen, weil die Arbeiterinnen in Grösse und Gestalt nur wenig variiren, so dass es keinen Gegensatz von grossen und kleinen Arbeiterinnen resp. Arbeiterinnen und Soldaten giebt.

Complicirtere Verhältnisse herrschen da, wo Polymorphismus der Arbeiterinnen auftritt. — Nur bei wenigen Formen, bei welchen, wie z. B. bei *Dorylus*, das Weibchen Riesengrösse erreicht, besitzt dasselbe einen auffallend grössern Kopf als die grösste Arbeiterin, und es darf uns das nicht wundern. Aber bei allen mir bekannten Arten von *Camponotus*, *Messor*, *Pheidole*, *Pheidologeton* und *Cryptocerus* (abgesehen von *C. atratus*, dessen Arbeiterin nicht dimorph ist) ist der Kopf des Weibchens stets kleiner und schmäler, oft sogar sehr bedeutend kleiner als der einer grössten Arbeiterin resp. eines Soldaten, selbst wenn das Weibchen grösser ist als die grösste Arbeiterin. Bei einigen *Crematogaster* und *Azteca* wird der Kopf des Weibchens grösser als der der grössten Arbeiterin; aber diese Weibchen erreichen verhältnissmässig bedeutende Dimensionen und nähern sich dadurch solchen Formen, bei welchen, wie z. B. bei *Carebara*, das Weibchen Riesengrösse erreicht, die Arbeiterin dagegen winzig klein bleibt.

IV. Ueber Pseudogynen.

Liegt in den oben besprochenen Fällen der Gegensatz zwischen Kopf und Hinterleib deutlich zu Tage, so kommen bei den flügeltragenden Weibchen überdies andere derartige Gegensätze in Betracht, da hier der Thorax und besonders die Flügel und die im Thorax enthaltene Flügelmusculatur mit den übrigen Körpertheilen in Concurrenz treten. — Die merkwürdigen von Wasmann als Pseudogynen bezeichneten Formen, welche bei *Formica sanguinea* und andern unter dem Einfluss der von jenen Ameisen gastlich gepflegten *Lomechusa* und *Atemeles* entstehen, zeigen in der Bildung des Thorax und der Flügel eine merkwürdige Unbeständigkeit, welche vermuthen lässt, dass in ihrer Entwicklung ein complicirter und wechselvoller Wettstreit zwischen Kopf und Thorax sich abspielt.

Ich will hier gleich betonen, dass ich den Begriff der Pseudogynie in rein morphologischem Sinn und ohne Rücksicht auf die Ursache ihrer Entstehung auffasse, d. h. ohne mich darum zu kümmern, ob die teratogene Ernährungsstörung durch den Einfluss von Lomechusen oder andern Gästen bewirkt wurde oder nicht [1], dies wenigstens, so lange der exacte Mechanismus der Pseudogynenbildung nicht erforscht ist und in Erwartung der von Wasmann selbst in Aussicht gestellten Arbeit über die Anatomie der Pseudogynen.

In seinem ursprünglichen Sinn bezieht sich das Wort „Pseudogyne" auf eine Reihe von Missbildungen gewisser *Formica*-Arten, welche hauptsächlich den Thorax betreffen. Dieser Körpertheil erscheint wie geschwollen und bucklig, besonders der Mesothorax, und in seiner Ausbildung in keinem bestimmten Verhältniss zur Grösse des Kopfes und des Hinterleibes. — Es lässt sich nun fragen, ob Pseudogynen auch in andern Ameisengattungen vorkommen. — Ein derartiges Exemplar habe ich (1900) von *Camponotus senex* F. Sm. beschrieben und abgebildet, und Wasmann (1895) hatte auf Grund brieflicher Mittheilung von mir die Vermuthung ausgesprochen, dass dessen Bildung auf den Einfluss der beim verwandten *C. auricomus* Rog., vielleicht auch bei *C. senex* lebenden *Xenodusa* (einer mit *Lomechusa* verwandten Gattung) zurückgeführt werden dürfte. Später hob

1) Dadurch soll nicht bestritten werden, dass die gesetzmässige Bildung von Pseudogynen bei *Formica* durch *Lomechusa* bedingt sei, wie Wasmann bewiesen hat.

Wasmann (1901) gegen dessen Deutung als Pseudogyne hervor, dass bei meinem Exemplar das Scutum des Mesothorax nicht bucklig ist.

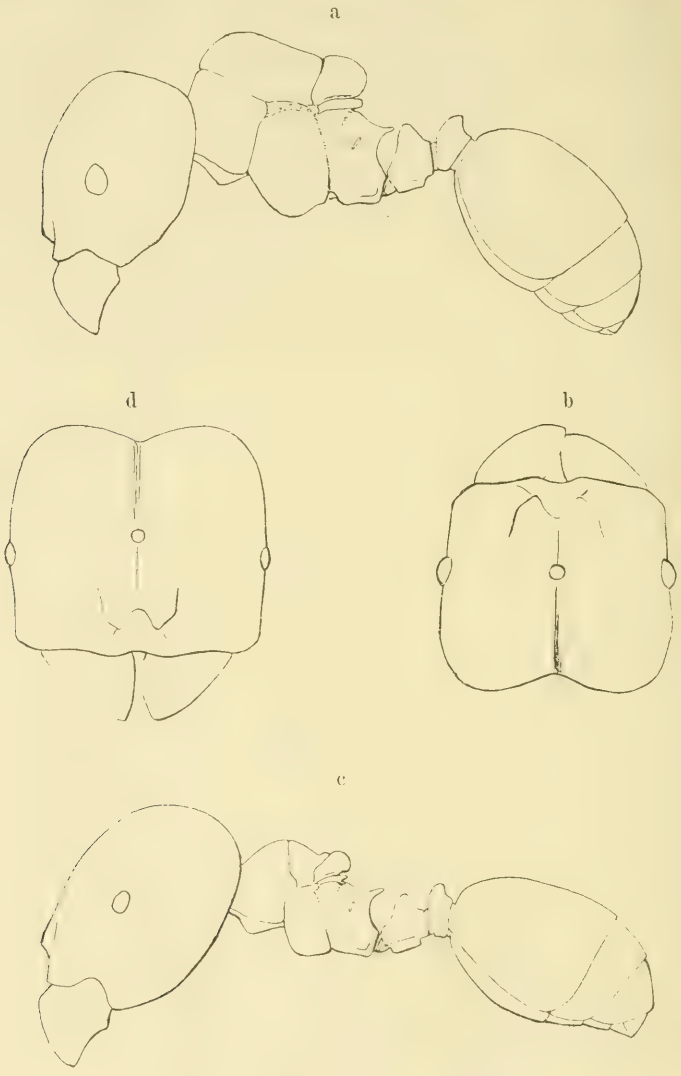


Fig. F.

Pheidologeton diversus Jerd.

a Pseudogyne von der Seite. b Deren Kopf von oben. c Normaler Soldat, Seitenansicht. d Dessen Kopf von oben. Exemplare aus Annam.

sondern ziemlich flach und dass ein gesondertes Postscutellum fehlt, welches bei den Pseudogynen von *Formica* fast immer erkennbar ist. Darauf ist zu erwidern: 1. dass die besondere Form des Mesonotums der *C. sener*-Pseudogyne zur Gestalt desselben Körpertheils bei normalen Arbeiterinnen und Weibchen der Art in Beziehung steht; 2. dass ein zwar sehr schmaler, aber deutlicher Streifen, welcher vom 2. Stigmenpaar dorsalwärts sich erstreckt, offenbar einem schwach entwickelten Postscutellum entspricht. Auf meiner Abbildung ist allerdings die Sache, besonders wegen eines ungünstig aufgezeichneten Schattens, nicht sehr deutlich zu sehen; 3. dass das beschriebene Exemplar in seiner Grösse einer kleinen Arbeiterin entspricht; deswegen ist es nicht zu verwundern, dass gerade wie bei den kleinsten *Formica*-Pseudogynen die Differenzirung des Thorax keinen hohen Grad erreicht hat.

Ein neuer Fall, den ich nur als Pseudogyne bezeichnen kann, betrifft ein Exemplar von *Pheidologeton diversus* Jerd., das ich vereinzelt unter mehreren hundert Arbeiterinnen aus Annam fand, welche mir Herr H. Fruhstorfer zur Untersuchung und Auswahl sandte. — Das Thier sieht ungefähr so aus wie ein grosser Soldat und trägt dem entsprechend auf der Stirn einen grossen Ocellus. Der Thorax ist aber anders gebaut, indem am Mesothorax Scutum und Scutellum viel stärker ausgebildet sind und ersteres weiter nach vorn ragt; deswegen fällt das Pronotum steil und fast senkrecht ab, während es beim normalen Soldaten sanft geneigt erscheint. Auch das Postscutellum ist etwas stärker entwickelt als beim Soldaten. Zwischen Scutum und Pleura des Mesothorax verläuft eine schmale, rauhe Fläche, die ich als Rudiment der Flügelanlage betrachte. Der Kopf ist etwas kleiner als bei einem Soldaten mit gleich ausgebildetem Ocellus, den ich daneben abbilde. Der Umfang des Hinterleibes ist nicht grösser als beim normalen Soldaten der Art.

Ob auch für *Pheidologeton* sich ein Ameisengast finden wird, der für die Bildung von Pseudogynen verantwortlich gemacht werden könnte, scheint mir in Bezug auf die Deutung der eben beschriebenen Missbildung als Pseudogyne ohne Belang. — Es handelt sich bei *Camponotus* und *Pheidologeton* wie bei *Formica* um eine Ernährungsstörung, welche zur Folge hat, dass der Thorax eine abnorme Ausbildung erlangt, die zur Grösse des Kopfes und des Hinterleibes nicht im gewöhnlichen Verhältniss steht.

Die Discussion der Verhältnisse zwischen Kopf und Hinterleib bei Weibchen und *Mermis*-haltigen Arbeiterinnen hat zum Resultat geführt, dass zwischen Kopf und Hinterleib, zur Zeit der Imagobildung in der Larve, ein Wettstreit um Nahrung stattfindet, bei welchem im erstern Fall die Geschlechtsanlagen, im letztern der sich in den Hinterleib zurückziehende Parasit das Ueberwiegen des Hinterleibes bestimmen.

In ähnlicher Weise scheint bei Weibchen und bei Pseudogynen der Thorax mit den übrigen Körpertheilen in Concurrenz zu kommen, und es lässt sich vermuthen, dass auch hier Anlagen besonderer Organe die reichlichere Zuziehung von Nahrungsstoffen aus dem larvalen Vorrath bewirken.

Schlusswort.

Die Bestimmung der Grössenverhältnisse der verschiedenen Leibesabschnitte wie der einzelnen Organe darf als ein Kampf Theile im Organismus aufgefasst werden. Im besondern Fall der der metabolen Insecten, lässt sich jener Kampf in zwei Perioden theilen:

In der ersten Periode, welche eine lange Dauer haben kann, werden in indifferenter Weise Nahrungsvorräthe als larvaler Fettkörper angehäuft, während zugleich die Anlagen der Imaginalorgane entstehen und sich zum Kampf bereiten.

In der zweiten Periode tritt der Kampf der Anlagen eigentlich ein und muss besonders dann heftig werden, wenn, in Folge mangelhafter Ernährung der Larve, die Stoffvorräthe dürftig geblieben sind; er wird zu Gunsten jener Anlagen ausfallen, welche die Nahrung stärker an sich zu ziehen im Stande sind.

Aus dem Kampfe der Anlagen ergiebt sich der gesetzmässige Polymorphismus, wie er bei den Ameisenarbeiterinnen in bestimmtem Verhältniss zur Körpermasse erscheint. Aber bevor dieser Kampf zu Stande kommt, ist dessen Ausgang bereits bestimmt, weil die Fähigkeit der einzelnen Imaginalanlagen die larvalen Nahrungsreserven anzuziehen bestimmt ist. — Wir dürfen also annehmen, dass in der ersten Periode, in noch ganz unbekannter Weise, die Wachsthumsenergie der einzelnen Imaginalanlagen bestimmt wird, welche in der zweiten Periode um den Besitz des beschränkten Nährstoffvorrathes der Larve streiten werden. — Wir dürfen weiter annehmen, dass in der ersten Periode, durch die Verhältnisse der

Imaginalanlagen zu einander und zur Menge der larvalen Nährstoffe, der Typus des Individuums, ob Weibchen, Arbeiterin, Pseudogyne etc., sowie dessen Grösse bestimmt wird, welche Eigenschaften aber erst in der zweiten Periode zum Vorschein kommen.

Als Ernährungspolymorphismus ist der Polymorphismus des weiblichen Geschlechts der Ameisen Function der durch den Streit der Imaginalanlagen bestimmten Vertheilung des während des Larvenlebens gesammelten Vorrathes von Nahrungsstoffen.

Literaturverzeichniss.

Emery, C., 1890, Studii sulle Formiche della fauna neotropica, I, in Bull. Soc. entomol. ital., V. 22, p. 38—59, t. 5.

—, 1894, Die Entstehung und Ausbildung des Arbeiterstandes bei den Ameisen, in: Biol. Ctrbl., V. 14, p. 53—59.

—, 1896, Le polymorphisme des Fourmis et la castration alimentaire, in CR. 3. Congrès internat. Zool., p. 395—410.

—, 1900, Intorno al torace delle Formiche e particolarmente dei neutri, in: Bull. Soc. entomol. ital., V. 32, p. 119.

—, 1901, Studii sul polimorfismo e la metamorfosi nel genere Dorylus, in: Mem. Accad. Bologna (5), V. 9, p. 415—423, 2 tav.

Wasmann, E., 1895, Die ergatogynen Formen bei den Ameisen und ihre Erklärung, in: Biol. Ctrbl., V. 15, p. 606—646.

—, 1902, Neue Bestätigungen der Lomechusa-Pseudogynentheorie, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. 1902, p. 106, nota.

Wheeler, W. M., 1900, A study of some Texan Ponerinae, in: Biol. Bull., V. 2, p. 7.

—, 1901, The parasitic origin of macroergates among ants, in: Amer. Natural., V. 35, p. 877—886.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Kenntniss der Gäste der Treiberameisen und ihrer Wirthe am obern Congo,

nach den Sammlungen und Beobachtungen von P. Herm. Kohl C. SS. C. bearbeitet

von

E. Wasmann, S. J.

[138. Beitrag zur Kenntniss der Myrmekophilen und Termitophilen.]

Hierzu Taf. 31—33.

Einleitung.

Vor 5 Jahren wurden die ersten Gäste von Treiberameisen (*Dorylus* subsp. *Anomma*) von E. Luja am untern Congo entdeckt.[1] Schon früher (1895) hatte ich die Erwartung ausgesprochen[2], dass die Zahl und Mannigfaltigkeit der Gäste der Treiberameisen Afrikas nicht hinter den Gästen der neotropischen Wanderameisen (*Eciton*) zurückbleiben werde und dass sie wahrscheinlich auch analoge Anpassungscharaktere aufweisen würden wie jene. Denn die beiderseitigen Wirthsameisen sind systematisch nahe verwandt und führen auch in beiden Welttheilen eine ähnliche Lebensweise, indem sie als

1) Wasmann *114*, p. 257 (43 Sep.). Siehe Literaturverzeichniss am Schlusse der Arbeit.
2) *42*, p. 168 (34 Sep.).

umstete Räuberhorden umherziehen und als Vertilger von Insecten und andern Kleinthieren eine wahre Grossmachtrolle im Kampfe ums Dasein spielen. Daher bestand auch für die von den afrikanischen Treiberameisen heimgesuchte Insectenwelt, soweit die innere Anpassungsmöglichkeit der betreffenden Formen reichte, auch dieselbe Anpassungsnothwendigkeit wie in Amerika: durch diese wurde aber auch die Anpassungshäufigkeit bedingt und zugleich die Anpassungsrichtungen vorgezeichnet und endlich auch die Höhe des Anpassungsgrades bestimmt. Es war daher vorauszusehen, dass es auch in Afrika eine grosse Zahl von Dorylinengästen — und zwar vorzugsweise Gäste der oberidisch wandernden Treiberameisen (*Anomma*) — geben werde und dass dieselben, in Folge von Convergenz, die durch die Lebensweise bedingt wurde, ähnliche morphologisch-biologische Typen repräsentiren würden wie die *Eciton*-Gäste der neuen Welt. Wie bei den letztern so finden wir auch bei den Dorylinengästen Afrikas einen Mimicrytypus (*Dorylomimus, Dorylostethus, Dorylogaster*), der auf Täuschung des Fühlertastsinns der eignen Wirthe berechnet ist und auf der höchsten Stufe (*Dorylomimus*) sogar zu einem echten Gastverhältniss sich erhebt; einen Trutztypus (*Trilobitideus, Pygostenini, Aenictonia*), der sich durch Unangreifbarkeit der Körpergestalt gegen die Angriffe der Wirthe sichert; einen Symphilentypus (*Sympolemon*), der aus dem Trutztypus hervorgehend, zu einem echten Gastverhältnisse aufsteigt, und endlich einen indifferenten Typus (*Myrmedonia* u. s. w.), von dem aus verschiedene Uebergangsstufen zu jenen 3 ausgeprägten Typen führen. Die diesbezügliche Parallele zwischen den Dorylinengästen der alten und der neuen Welt wurde bereits in einer frühern Arbeit (*130*) ausgeführt, auf welche ich hier verweise, sowie auch auf die spätern Bemerkungen zum Mimicrytypus der Dorylinengäste (*135*). In der vorliegenden Arbeit soll das neue Material der afrikanischen Dorylinengäste eingehend bearbeitet werden.

Die Gäste des unterirdisch lebenden *Dorylus helvolus* L. in Süd-Afrika sind von Raffray und Brauns erforscht worden.[1] Letzterer fand auch die ersten Gäste bei *Aenictus eugenii* Em.[2] Die ersten *Anomma*-Gäste fand Luja am untern Congo, wie bereits oben erwähnt wurde.[3] Weitaus das grösste Verdienst um unsere Kenntniss der

1) Wasmann *71*; *80*; *114*, p. 266; Brauns *1*, p. 224; Raffray *1*; Raffray et Fauvel *1*.

2) Wasmann *114*, p. 268.

3) Siehe S. 611, Anm. 1.

afrikanischen Dorylinengäste hat sich jedoch ein deutscher Missionär, P. Hermann Kohl C. SS. C. zu St. Gabriel bei Stanleyville am obern Congo erworben. Auf meine Anregung hin wandte er in den letzten Jahren seine Aufmerksamkeit diesem Forschungsgebiet ganz besonders zu. Trotz der grossen Schwierigkeiten, die mit dem Fange der Gäste in Mitte jener wüthenden Ameisenhorden verbunden sind, gelang es ihm eine grosse Menge von neuen Arten und Gattungen — vorzugsweise aus der Käferfamilie der Staphyliniden — aus den Zügen von *Anomma* herauszunehmen und in Conservirungsgläschen zu setzen mit Exemplaren der betreffenden Wirthsameise. Einige jener Gäste hielt er auch längere Zeit in Glasnestern lebend, um ihre Beziehungen zu den Wirthen zu beobachten. Weitaus die meisten der von ihm erbeuteten Dorylinengäste stammen aus den Zügen der grossen, schlanken, mit gehörnten Hinterecken des Kopfes versehenen Treiberameise *Anomma wilverthi* Em., welche als die dominirende *Anomma*-Art des obern Congos bei Stanleyville anzusehen ist. Einige wenige Gäste wurden von ihm auch bei der gleichfalls oberirdisch ziehenden Treiberameise *Anomma nigricans* Ill., subsp. *burmeisteri* Sheuck., *var. rubella* Sav. gefangen. Auch bei einer neuen *Anomma*-Art (*A. kohli* Wasm. *n. sp.*) fand er in den nur ausnahmsweise oberirdisch wandernden Zügen eine Reihe von Gästen, welche sich mehr denjenigen des unterirdischen *Dorylus helvolus* L. als jenen der oberirdischen *A. wilverthi* und *burmeisteri* anschliessen. — Von E. Luja's neuen Funden bei *A. burmeisteri* am untern Congo und bei *A. burmeisteri var. molesta* Gerst. am Zambesi sind ebenfalls einige Gäste hier zu erwähnen.

Die vorliegende Arbeit wird folgende Theile umfassen:

I. Die Beschreibung der neuen Dorylinen-Gäste Afrikas[1]) mit Beifügung von biologischen Notizen und von Bestimmungstabellen der Arten der betreffenden Gattungen. Bei *Dorylomimus kohli* und *Sympolemon anommatis* werden auch die Ergebnisse der Untersuchung von Schnittserien kurz mitgetheilt werden.

II. Die nähern Beobachtungen von P. Kohl über die Lebensweise einiger *Anomma*-Gäste.

III. Einige Bemerkungen über mehrere *Anomma*- und *Dorylus*-Arten.

IV. Verzeichniss der bisher bekannten Dorylinen-Gäste

1) Bei *Doryloxenus* werden auch zwei ostindische termitophile Arten beschrieben und eine neue verwandte termitophile Gattung.

Afrikas, nach den Wirthsarten geordnet, zugleich Inhaltsverzeichniss der neuen Gattungen und Arten des I. Theils.

Ein Anhang wird sodann das Literaturverzeichniss umfassen, dem eine Liste meiner seit 1900 veröffentlichten Arbeiten über Myrmekophilen und Termitophilen (von No. *114* an) beigefügt wird.

Auf einen Punkt von hohem biologischen und phylogenetischen Interesse, der bei der Gattung *Doryloxenus* zu besprechen sein wird, möchte ich hier schon aufmerksam machen, nämlich darauf, dass eine bestimmte Gruppe von ostindischen Termitengästen des Trutztypus ihren Ursprung zurückführt auf Dorylinengäste des Trutztypus aus der Gattung *Doryloxenus* Wasm.

Schon in zwei frühern Arbeiten (*129*, p. 158 und *133*, p. 30—33 [Sep.] und fig. 11) wurde erwähnt, dass durch meine Collegen P. J. B. Heim S. J. und P. J. Assmuth S. J. in Ostindien in den Nestern von *Termes obesus* Ramb. und subsp. *wallonensis* Wasm. eine neue Art der Gattung *Doryloxenus* als gesetzmässiger Gast entdeckt wurde. In der zweiten der erwähnten Arbeiten wurden auch schon die descendenztheoretischen Folgerungen hieraus gezogen, indem gezeigt wurde, dass es sich hier um einen historischen Wirthswechsel von ehemaligen Dorylinengästen in Ostindien handle, der um jene Zeit erfolgt sein dürfte, als jener Continent vom mittel-afrikanischen sich trennte und die oberirdisch lebenden Dorylinen Ostindiens verschwanden oder zur unterirdischen Lebensweise sich zurückzogen.[1] Da die Gattung *Doryloxenus* durch ihre Anpassungscharaktere, namentlich aber durch die verkümmerten, zu Haftorganen umgewandelten Tarsen ein ausgesprochener Dorylinengast ist, der die Wanderameisen als Reiter begleitet, so können wir uns das Vorkommen von *Doryloxenus* in Termitennestern Ostindiens wohl nur dadurch erklären, dass Vertreter dieser Gattung bei Raubzügen, welche indische Dorylinen ehemals gegen dortige Termitennester unternahmen, in letztern zurückblieben und zur termitophilen Lebensweise übergingen.[2]

Eine eingehende Untersuchung des von den PP. Assmuth und Heim bei *Termes obesus* und subsp. *wallonensis* in zwei verschiedenen Districten der Präsidentschaft von Bombay gesammelten Gastmaterials ergab nun Folgendes:

1) Unterirdisch wandernde Dorylinen aus den Gattungen *Dorylus* und *Aenictus* sind auch heute noch in Indien zahlreich vertreten.

2) Ueber Termitenraub von *Dorylus fulvus-dentifrons* vgl. im III. Theile dieser Arbeit.

In den Colonien dieser Termiten findet sich nicht bloss eine, sondern zwei verschiedene *Doryloxenus*-Arten (*D. transfuga* und *termitophilus n. sp.*) als gesetzmässige Gäste vor, und zwar in Mitte der Termiten und ihrer Brut. Ferner leben daselbst auch noch zwei Arten einer neuen Staphylinidengattung (*Discoxenus lepisma* und *assmuthi n. sp.*), welche mit *Doryloxenus* in der Körpergestalt und namentlich in der Fühlerbildung sehr ähnlich ist, aber durch die Scheibenform des Vorderkörpers und durch den völlig auf der Unterseite des Halsschildes hinabgerückten Kopf zur Gattung *Termitodiscus* Wasm. (*99*, p. 147 und tab. 1, fig. 1) überleitet, welche in denselben Termitennestern ein sehr häufiger Gast ist. Da letztere Gattung einen vollendeten Trutztypus der termitophilen Staphyliniden darstellt, wird die Vermuthung nahe gelegt, dass sie phylogenetisch mit *Discoxenus* zusammenhängt, ebenso wie *Discoxenus* phylogenetisch auf *Doryloxenus* zurückzuführen sein dürfte. Die Entwicklung des eigenthümlichen Trutztypus der ostindischen Termitengäste aus der Familie der Staphyliniden würde somit ursächlich zusammenhängen mit dem räuberischen Eindringen einer ursprünglich dorylophilen Staphylinidengattung (*Doryloxenus*) in die Nester von indischen Termiten.

So fremdartig dieser Satz klingt, der bei Behandlung der Gattung *Doryloxenus* näher erläutert werden wird, so halte ich ihn doch für wohl begründet. Dass das Vorkommen von *Doryloxenus* in den Termitennestern nicht auf blosser „Convergenz", sondern nur auf wirklicher Stammesgemeinschaft mit den dorylophilen Arten derselben Gattung beruhen könne, scheint mir sicher zu sein; denn die zu Haftorganen umgewandelten oder mit Hafthaaren versehenen Tarsen sind ein specifischer Anpassungscharakter von Dorylinengästen [1]) und kommen nur bei diesen vor, nie aber bei Termitengästen, für deren sesshafte Lebensweise sie gar keinen Sinn hätten. Durch die zunehmende Verflachung und scheibenförmige Ausbreitung des Vorderkörpers und durch Zurückziehung des Kopfes auf die Unterseite — also durch Anpassungen in der Richtung des Trutztypus der termitophilen Staphyliniden — ging sodann aus dem *Doryloxenus*-Stamm die Gattung *Discoxenus* und aus dieser endlich

1) Vgl. hierüber auch *130*, p. 96, No. 5 und in vorliegender Arbeit bei den Gattungen *Dorylominus*, *Dorylogaster*, *Sympolemon*, *Pygostenus*, *Anommatophilus* und *Doryloxenus*.

die Gattung *Termitodiscus* hervor. Dies ist zwar nur eine Hypothese, aber eine für das Verständniss jener Thatsachen nahezu nothwendige Hypothese.[1])

Eine Parallele hierzu, bei der die Verhältnisse allerdings nicht so klar liegen wie in dem vorliegenden Falle, finden wir auch in der neotropischen Fauna. Daselbst begegnen uns mehrere termitophile Staphylinidengattungen des Trutztypus (*Trichopsenius* Horn, *Termitopsenius* und *Callopsenius* Wasm.), welche dem Trutztypus der ecitophilen *Cephaloplectini* (*Xenocephalini*) sehr nahe stehen.[2]) Ob auch hier ein genetischer Zusammenhang zwischen den analogen termitophilen und ecitophilen Formen vorliegt, muss noch durch weitere Forschungen aufgeklärt werden, ist aber nach den obigen Darlegungen keineswegs unwahrscheinlich.

Ferner möchte ich noch auf einen andern biologisch interessanten Punkt der vorliegenden Arbeit hier schon aufmerksam machen, nämlich auf die riesige Grösse der Eier im Hinterleibe von *Dorylomimus* (Taf. 30, Fig. 3e), eine Erscheinung, welche auch bei den neotropischen Dorylinengästen *Ecitophya* und *Ecitogaster* Wasm.) ihr Analogon hat (vgl. *114*, p. 220 und 229). Ohne Zweifel steht die geringe Zahl und die enorme Grösse der Eier in Beziehung zur Lebensweise dieser Gäste als Begleiter von unsteten Wanderameisen; weshalb sie jedoch auf bestimmte Gattungen des Mimicrytypus und des Symphilentypus beschränkt ist, vermag ich noch nicht anzugeben.

Endlich möchte ich noch hinweisen auf die riesige Entwicklung der quergestreiften Musculatur im Hinterleibe von *Sympolemon anomatis* (Taf. 32, Fig. 11c), durch welche es morphologisch verständlich wird, wie dieser Käfer, dessen Tarsen rudimentär und mit Hafthaaren dicht besetzt sind, dennoch „pfeilschnell dahin zu fliegen" vermag, indem er nämlich seinen Hinterleib als Sprungfeder benutzt.

---

1) Schwierigkeiten ergeben sich aus dem Vorkommen von *Termitodiscus* in süd-afrikanischen Termiten-Nestern, worauf hier nicht näher eingegangen werden kann.

2) Vgl. Wasmann *128*, p. 4ff. (Sep.) und Silvestri *1*, p. 201—203. Der Gattungsname *Epsenius* Wasm. muss in *Callopsenius* geändert werden, da ersterer schon für ein Pselaphiden-Genus von Leconte vergeben ist. Siehe die Berichtigung in: Deutsche entomol. Ztschr. 1903, p. 236.

I. Theil.

Beschreibung der neuen Gattungen und Arten[1]) mit biologischen Bemerkungen.

Coleoptera. *Staphylinidae.*

Trilobitideidae.

1. Genus ***Trilobitideus*** Raffr.

(Raffray *1*, p. 351; Raffray et Fauvel *1*, p. 1—4 u. tab. 1, fig. 1—7.)

(Taf. 30, Fig. 1 und 2.)

Auf diese merkwürdige, in ihrem Habitus an eine Silphiden-Larve erinnernde Gattung hat Fauvel (Raffray et Fauvel *1* p. 3) eine eigene Unterfamilie der Staphyliniden gegründet. Die Unterschiede, welche diese Gattung von den normalen Staphyliniden trennen, sind sehr auffallend. Der blattförmig flachgedrückte Körper erinnert an *Cossyphidae* und *Cossyphodidae;* die völlig auf der Unterseite des Kopfes gelegenen Mundtheile und Fühler machen diese auf Convergenz beruhende Aehnlichkeit noch frappanter, indem eine breite Kinnplatte den grössten Theil der Mundtheile und die Basis der Fühler bedeckt. Die Zahl der freien, sichtbaren Körpersegmente beträgt oben und unten 10 (11).[2]) Von diesen sind die 3 ersten Dorsalsegmente (der Kopf und die 2 ersten Thoraxsegmente) unter einander völlig analog gebildet und auch in Grösse, Gestalt und Sculptur einander ähnlich. Von „Flügeldecken", wie Raffray und Fauvel das 3. Dorsalsegment bezeichnen, kann man bei *Trilobitideus* kaum reden; denn die Elytren sind ja umgebildete Vorderflügel; was hier jedoch als Elytren bezeichnet wird, ist nichts weiter als der Mesothorax selbst, der dem Prothorax völlig ähnlich gebildet ist; von Flügeldecken ist nicht einmal ein Rudiment vorhanden, ebenso wenig von Flügeln. Hierauf folgt auf der Rückseite ein schmal halbmondförmiges Segment, das in seiner Sculptur

1) Mit Ausnahme von einigen wenigen, am Schlusse dieses Theils erwähnten Arten gehören alle zur Coleopteren-Familie der Staphyliniden.

2) Die vortrefflichen Abbildungen von Raffray (Raffray et Fauvel, tab. 1, fig. 1 u. 2) zeigen bei *Trilobitideus mirabilis* Raffr. oben und unten 11 frei sichtbare Segmente, während ich bei meinen beiden Arten nur 10 finde. Vermuthlich handelt es sich um einen sexuellen Unterschied in der Zahl der frei vortretenden Abdominalsegmente.

dem Mesothorax gleicht und dem auf der Unterseite das kurze, die Hinterhüften tragende Metasternum entspricht. Fauvel rechnet das betreffende Dorsalsegment als erstes Abdominalsegment des Rückens und zählt daher 8 Dorsalsegmente und 7 Ventralsegmente des Hinterleibs; bei den 3 Exemplaren der mir vorliegenden beiden Arten sind nach derselben Rechnung nur 7 freie Dorsalsegmente und 6 Ventralsegmente des Abdomens vorhanden.[1])

Aehnlich wie die *Cossyphodidae* ihre eigentümliche Körperbildung dem Trutztypus zu verdanken haben, so auch die Gattung *Trilobitideus*. Ob man letztere als eine eigene Unterfamilie der *Staphylinidae* aufzufassen hat oder als ein völlig aberrantes Genus, das wahrscheinlich durch Anpassung an den vollendetsten Trutztypus von den Aleocharinen (speciell von den *Dinardini*) sich abgezweigt hat, möchte ich dahingestellt sein lassen. Wenn man mit Fauvel die erstere Ansicht wählt, so müsste man die *Trilobitidcidae* folgerichtig nicht bloss als Unterfamilie der *Staphylinidae*, sondern als eine mit diesen coordinirte eigene Familie der Coleopteren bezeichnen; denn durch die gleichartige Bildung der 3 ersten Dorsalsegmente weichen die *Trilobitidcidae* viel weiter von den *Staphylinidae* ab als die *Micropeplidae*, welche Fauvel als Unterfamilie dsr Staphyliniden auffasst. Für die erstere Anschauung, wonach *Trilobitideus* nur ein völlig aberrantes Aleocharinengenus darstellt, sprechen analoge Beispiele bei andern myrmekophilen Staphyliniden. So weicht z. B. die Gattung *Mimeciton* Wasm. durch die Umbildung der Flügeldecken, die in einen unten ausgehöhlten Knoten verwandelt und vom Prothorax durch eine breite Kluft getrennt sind, das 1. Glied des Hinterleibsstieles von *Eciton* nachahmend, sowie durch das unter den Flügeldecken frei vortretende Metanotum, welches das 2. Glied des Hinterleibsstieles der Ameise vertritt, ebenfalls so ungeheuer weit von allen normalen Staphyliniden ab, dass man auch auf *Mimeciton* eine eigene systematische Unterfamilie gründen könnte; trotzdem ziehe ich es einstweilen vor, *Mimeciton* bei den Aleocharinen zu belassen, von denen diese Gattung durch hochgradige Anpassung an den Mimicryptypus sich abgezweigt hat. Die Gattungen *Mimeciton* und *Trilobitideus* wären somit beide als völlig aberrante Aleocharinengenera zu betrachten, welche aus dem normalen Typus der Aleocharinen durch extreme Anpassung an den Mimicryptypus einerseits

1) Vgl. Anm. 2 auf vor. Seite.

und an den Trutztypus andrerseits phylogenetisch hervorgegangen sind.

Die Arten der Gattung *Trilobitideus* haben folgende Merkmale gemeinsam:

Körpergestalt blattförmig flachgedrückt, von eiförmigem, hinten zugespitztem Umriss, mit aufgebogenem Rande des Vorderkörpers. Die 3 ersten Dorsalsegmente völlig analog gebaut, von Flügeldecken oder Flügeln keine Spur vorhanden. Mundtheile und Fühler völlig auf der Unterseite des Kopfes gelegen, erstere und die Basis der letztern durch eine Kinnplatte bedeckt. Beine sehr kurz. Die ganze Oberseite mit Querreihen von Chitinhöckern besetzt, die auf dem Hinterleibe stachelartig ausgezogen sind. Färbung glänzend gelbbraun. Von Augen ist keine Spur vorhanden. Fühler sehr kurz, 10gliedrig, mit breiter, 5gliedriger Keule (an *Cossyphodes* erinnernd).

Uebersicht der *Trilobitideus*-Arten.

1 Kopf mit 4 Querreihen von Höckern, deren vierte zu einer Querleiste verschmolzen ist. Erste Reihe mit 4 rundlichen Höckern, zweite mit 6 Höckern, deren äussere quer elliptisch sind, dritte mit 8 Höckern, deren äussere stark quer elliptisch sind. Prothorax mit 3 vollständigen Querreihen von Höckern, die äussern der zwei ersten Reihen quer leistenförmig, 2,6—2,9 mm. Capcolonie (Capstadt, Raffray!). Bei *Dorylus helvolus* L.:

Trilob. mirabilis Raffr.

(Raffray *1*, p. 351; Raffray et Fauvel *1*, p. 3.)

1[1] Kopf nur mit 3 Querreihen von Höckern, die vierte fehlt vollständig. Erste Querreihe aus 3, zweite aus 4, dritte aus 6 Höckern bestehend. Prothorax nur mit 2 vollständigen Querreihen von Höckern, bloss die äussern der ersten Reihe quer leistenförmig; die dritte Querreihe ist rudimentär, nur durch zwei kleine Höcker in der Mitte des Hinterrandes angedeutet 2

2 Höcker auf Kopf und Prothorax gross, mit Ausnahme des mittelsten Höckers der ersten Querreihe des Kopfes und des Prothorax sämmtlich quer elliptisch oder quer leistenförmig. 2,8 mm. Capcolonie (Port Elizabeth, Dr. Brauns!). Bei *Dorylus helvolus* L.:

Trilob. paradoxus n. sp. (Taf. 30, Fig. 2).

[1] Höcker auf Kopf und Prothorax klein, mit Ausnahme des äussersten, schmal leistenförmigen Höckers der ersten Querreihe des

Prothorax sämmtlich punktförmig. 2.8 mm. Oberer Congo (St. Gabriel bei Stanleyville, P. Kohl!). Bei *Anomma wilverthi* Em.: *Trilob. insignis n. sp.* (Taf. 30, Fig. 1).

Die von Raffray (Raffray et Fauvel *1*, p. 3) gemachte Angabe, dass Brauns im Oranje-Freistaat den *Tritobitideus mirabilis* bei *Dorylus helvolus* gefunden habe, enthält einen mehrfachen Irrthum. Erstens stammt der von Brauns bei *Dorylus helvolus* gefangene *Tritobitideus* nicht aus dem Oranje-Freistaat, sondern von Port Elizabeth in der Capcolonie. Zweitens ist es nicht *Trilob. mirabilis* Raffray, sondern die oben beschriebene neue Art, *Trilob. paradoxus* Wasm. Allerdings hat Dr. Brauns auch bei Bothaville im Oranje-Freistaat (nach briefl. Mittheilung) einen *Trilobitideus* gefunden, den er für *mirabilis* hielt, aber bei *Aenictus eugenii* Em., nicht bei *Dorylus helvolus* L. Endlich ist der letztere, bei *Aenictus* lebende *Trilobitideus* sehr wahrscheinlich ebenfalls specifisch verschieden von den obigen drei Arten und bildet voraussichtlich eine vierte neue Art dieser merkwürdigen Gattung.

Staphylinidae s. str.

2. *Dorylominus n. g. Aleocharinorum.*

(Taf. 30, Fig. 3.)

Corporis forma, e latere visa (Fig. 3 a), formicae similis, praesertim propter abdomen globosum, valde inflatum. Antennae (Fig. 3 b) graciles, fractae, apicem versus haud incrassatae; art. 1° longo 11-articulatae; scapiformi Caput latitudine longius, Ecitomorphae simile. Oculi magni, prominentes. Prothorax elongatus, convexus, cordiformis, antice valde dilatatus et in medio valde constrictus, margine laterali omnino deflexo, basi bifoveolatus et in media basi subdentatus. Elytra thorace breviora, apicem versus dilatata, apice singillatim rotundata. Abdomen valde inflatum, subglobosum, sed profunde marginatum, ita ut abdominis pars superior convexa quasi vallo circumcingatur (Fig. 3). Pedes perlongi, densissime setosi; coxae graciles, anticae et mediae contiguae, posticae separatae; tibiae omnes apice bicalcaratae; tarsi omnes 4-articulati, art. 1° in omnibus, praesertim in posticis, elongato; tarsi subtus pilis albis membranaceis instructi, praesertim articulus 3us anticorum (Fig. 3 c) et mediorum. Unguiculi bini, longi, simplices.

Oris partes: Mandibulae simplices, validae. Labrum margine antico in medio exciso. Maxillarum mala interior multo brevior exteriore;

interior margine interno emarginato, spinoso; exterior curvata, apice setosa. Palpi maxillares 4-articulati, art. 3° brevi, conico. Ligula (Fig. 3d) angusta, simplex, filiformis: paraglossae liberae, cum ligula haud connatae, amplae, rotundatae. Palpi labiales 3-articulati, art. 1° et 2° crassis, 3° angusto, conico, sed paullo tantum breviore 2° (Fig. 3d).

Eine sehr interessante Gattung, wie *Mimeciton* Wasm. und *Dorylostethus* Brauns einen hochgradigen Mimicrytypus repräsentirend, der allerdings die Vollkommenheit von *Mimeciton* nicht erreicht. Auch hier ist die Mimicry auf Täuschung des Fühlertastsinns der blinden Wirthe berechnet, indem namentlich die Profilverhältnisse des Körpers sehr ameisenähnlich sind, wie die Seitenansicht (Fig. 3a) zeigt, und die Fühler mit ihrem langen Schafte dem Ameisenfühler nachgebildet sind (Fig. 3b). Bei der Oberansicht dagegen (Fig. 3) hat die Körperform von *Dorylomimus* fast gar keine Ameisenähnlichkeit: selbst der dicke, stark gewölbte Hinterleib verliert dieselbe hier durch den hoch erhabenen Rand, der die Basis und die Seiten des Hinterleibes wallartig umgiebt.

Eine nähere systematische Verwandtschaft dieser Gattung mit *Mimeciton* ist nicht vorhanden; ebenso auch mit keiner andern Gattung des Mimicrytypus der Dorylinengäste. Weitere Bemerkungen über diesen Mimicrytypus siehe in meinen frühern Arbeiten (*130* und *135*).

In der Bildung der Mundtheile zeigt *Dorylomimus* mehrere sonderbare Eigenthümlichkeiten: die gekrümmte Aussenlade der Unterkiefer und die am Innenrande ausgebuchtete Innenlade derselben; die sehr schmale, fast fadenförmige Zunge (Fig. 3d) und die breiten halbkreisförmigen Nebenzungen etc. Diese Eigenthümlichkeiten hängen ohne Zweifel mit der sonderbaren Form der Symphilie zusammen, die diesen Käfer mit den Treiberameisen verbindet. Dasselbe gilt auch für die Tarsenbildung. Indem die einzelnen Tarsenglieder gegen einander in einem starken Winkel sich biegen können (vgl. Fig. 3c), erleichtern sie das Klettern auf dem Körper der Ameise. Hierzu sind auch die langen Klauen behilflich, die Endsporen der Schienen, die dichte Beborstung der Beine, besonders aber die zahlreichen Haft-haare auf der Unterseite der Tarsen; am stärksten sind dieselben auf der Sohle des dritten Gliedes[1]) der Vorder- und Mittelfüsse entwickelt (Fig. 3c, h). Man vergleiche hierzu die im II. Theil Nr. 1

1) Nicht am Klauenglied derselben, wie ich früher (*130*, p. 96) angab.

folgenden Beobachtungen von P. Kohl über die Lebensweise dieses Gastes.

Dorylomimus kohli n. sp.

(Fig. 3a—e.)

Testaceus, abdomine praeter marginem basalem nigro, vix nitidus, dense subtiliterque alutaceus et subtiliter flavopilosus, pilis flavis in abdomine longioribus. Caput latitudine dimidio longius, thoracis apice vix angustius. Antennarum art. 1° scapiformi, tertiam partem longitudinis totius antennae formante; art. 2° et 3° elongato-conicis, inter se longitudine aequalibus, 4°—10um sensim brevioribus, 10° vix transverso, 11° tribus praecedentibus unitis longitudine fere aequali, obtuse acuminato. Prothoracis forma etc. ut in generis descriptione. Longitudo corporis (sine antennis) 2,8—4,2 mm; latitudo abdominis 1—1,5 mm.

Aeussere Geschlechtsunterschiede konnte ich nicht bemerken. Auf der Mitte des vorletzten Dorsalsegments findet sich bei allen Exemplaren eine kurze Längsfurche, die nach vorn in einen Porenpunkt endigt. Wahrscheinlich handelt es sich hier ähnlich wie bei *Mimeciton*, der ein Porengrübchen an derselben Körperstelle besitzt, um den Ausfuhrgang eines drüsigen Organs, das vielleicht mit der Symphilie dieses Gastes in Beziehung steht.

Ist von P. Kohl in den Zügen von *Anomma wilverthi* ziemlich zahlreich gefangen worden; mir lagen 8 Exemplare vor. Ich benenne diesen interessanten *Anomma*-Gast zu Ehren des Entdeckers und lasse im II. Theil Nr. 1 seine Beobachtungen über dessen Lebensweise wörtlich folgen. Aus denselben geht hervor, dass die hochgradige Mimicry von *Dorylomimus* mit einer eigenthümlichen Form der Symphilie verbunden ist, indem der Käfer auf den *Anomma*-Arbeiterinnen umherklettert, sie allseitig beleckt, namentlich aber auf dem Kopfe derselben in der Mundgegend sich zu schaffen macht, wo er durch Fühlerschläge seine Wirthe zur Fütterung reizt. Die grossen, breit gerundeten Nebenzungen des Gastes scheinen zum Auflecken eines Futtersafttropfens besonders geeignet, während die sehr schmale lange Zunge auf die erstere Ernährungsweise hindeutet, nämlich auf das Lecken öliger Secrete aus den Poren des Hautskelets der Ameise. Die Lebensweise von *Dorylomimus* bietet somit einerseits eine Analogie zu jener der Käfergattungen *Atemeles*, *Lomechusa*, *Claviger* und *Amphotis*, welche ihre Wirthe durch Fühlerschläge (*Atemeles* überdies durch Streicheln mittels der Vorderfüsse)

zur Fütterung auffordern. Da jedoch *Dorylomimus* bedeutend kleiner ist als die mittlere Arbeiterform seiner Wirthe und da er auf der Oberseite des Kopfes der Ameise sitzend seine Fühlermanöver ausführt, ja sogar manchmal auf der Unterseite des Kopfes der Ameise seine Mundtheile direct mit jenen des Wirthes in Berührung bringt, gleicht sein Verhalten fast noch mehr demjenigen der Milben aus der Gattung *Antennophorus*, welche auf der Unterseite des Kopfes der Ameise sich festsetzen und durch mechanischen Reiz der Mundgegend des Wirthes mittels ihrer fühlerförmigen Vorderfüsse die Fütterung erzwingen [Ch. Janet (*1*) und Wasmann (*121*)]. Auch das Benehmen einer pupiparen Diptere, der „Bienenlaus" *Braula coeca*, welche nach Perez auf der Oberlippe der Biene sitzend dieselbe zur Fütterung reizt, bietet eine gewisse Aehnlichkeit mit dem Verhalten von *Dorylomimus*. Man darf jedoch nicht übersehen, dass letzterer auf einer hohen Stufe des Mimicrytypus steht, wodurch er sich von den eben genannten Parasiten bedeutungsvoll unterscheidet. Da seine Mimicry dem echten Gastverhältnisse dient, ist sein instinctives Verhältniss zu den Wirthen ohne Zweifel ein innigeres als dasjenige von Schmarotzern wie *Antennophorus* und *Braula*. Endlich wird man durch den gleichfalls von P. Kohl beobachteten Umstand, dass der kleine Käfer auf dem Körper der Ameisen umherklettert und denselben allseitig beleckt, auch an Escherich's (*1*, p. 640 ff.) Beobachtungen über die Beziehungen von *Oxysoma* zu *Myrmecocystus* erinnert.

Eine Sagittalschnittserie eines Weibchens von *Dorylomimus* ergab folgende Resultate, die für die Lebensweise dieses Gastes von Interesse sind:

1. Das Fettgewebe ist hauptsächlich lateral und dorsal im Hinterleibe entwickelt, unterhalb des aufgebogenen Seitenrandes und der mit gelben Borsten besetzten Ränder der Dorsalsegmente. Dort bildet es eine sehr umfangreiche Schicht unmittelbar unter der Hypodermis. Es besteht vorwiegend aus Zellengruppen von bandförmiger Gestalt, in denen die Grenzen der einzelnen Zellen noch erkennbar sind; manchmal convergiren Gruppen dieser Zellenbänder, sich allmählich verschmälernd, dorsalwärts an bestimmten Stellen der Cuticula, wodurch sie Drüsenzellengruppen gleichen. Das Protoplasma dieser Fettzellen färbt sich mit Hämalaun viel stärker als das eosinophile Protoplasma des Fettgewebes von *Atemeles* und *Lomechusa*. Es ist sehr reich an kleinen Vacuolen; Kerne sind nur selten deutlich erkennbar. Auf dünnern Schnitten wurde bei starker

Vergrösserung und homogener Immersion (Zeiss, Apochr. 2,0, 1.30 Compens.-Oc. 12) eine Reihe dieser Zellen näher untersucht; dabei fand ich in ihnen vielfach (nicht immer) ein allerdings nur schwach entwickeltes, feingestreiftes Bläschen, welches an Drüsenbläschen erinnert. Daher neige ich zur Ansicht, dass das Fettgewebe von *Dorylomimus* einen Uebergang zu dem „adipoiden Drüsengewebe" bildet, das ich bei einer Reihe echter Ameisen- und Termitengäste mit geschlossenem Chitinpanzer schon früher (*134*) nachgewiesen habe. Zum Verständniss dieser Eigenthümlichkeit ist zu berücksichtigen, dass bei *Dorylomimus* die Ringe des eiförmigen Hinterleibes unter einander fester verbunden und viel weniger frei beweglich sind als bei den *Lomechusini*, die einen aufrollbaren Hinterleib besitzen. Die abdominale Cuticula zeigt namentlich in den aufgebogenen, gelben Dorsalrändern zahlreiche feine Porencanälchen. Das Exsudatgewebe von *Dorylomimus* scheint sonach eine mit dem adipoiden Drüsengewebe sehr nahe verwandte Form des Fettgewebes zu sein.

2. Eine umfangreiche Schicht von echtem Drüsengewebe, dessen Protoplasma jedoch weit mehr eosinophil ist als dasjenige des erwähnten Fettgewebes, und das sich auch durch den Mangel der Vacuolen von jenem unterscheidet, findet sich in der Analregion des Hinterleibes. Vermuthlich handelt es sich um die Analdrüsen, deren Ausführungsgänge ich jedoch noch nicht weiter verfolgen konnte, da durch die enorme Entwicklung des reifen Eies die übrigen Organe an die Körperwand gedrückt werden.

3. Die Hypertrophie des Hinterleibes von *Dorylomimus*, die in seiner dick eiförmigen Gestalt sich ausdrückt, beruht nach jener Schnittserie beim Weibchen nur secundär auf der Entwicklung des Fettgewebes in der lateralen Region, primär dagegen auf der Grösse der Eier. Das Ovarium jeder Seite hat seine Endkammer oben im Hinterleibsstiel und reicht fast bis in den Metathorax hinein. Unmittelbar auf die Endkammer folgen bereits grosse dotterreiche Eier, auf der einen Körperseite 2, sich sehr eng an einander drängende, auf der andern Körperseite sogar nur ein einziges sehr grosses Ei. Das Photogramm Taf. 30, Fig. 3e zeigt dasselbe auf einem etwas lateralen Sagittalschnitt des Hinterleibes. Trotz der Grösse des Eies konnte ich eine Blastodermbildung in demselben nicht mit Sicherheit nachweisen.

Auch bei den physogastren ♀♀ der brasilianischen *Eciton*-Gäste *Ecitogaster* und *Ecitophya* beruht, wie ich bereits früher (*114*, p. 220

und 229) zeigte, die Physogastrie primär auf der riesigen Grösse von einem oder wenigen Eiern. Die biologische Bedeutung dieser Erscheinung dürfte darin liegen, dass es für diese Gäste von Wanderameisen von Vorteil ist, nur wenige, aber dafür um so grössere Eier zu produciren, deren Dotterreichthum eine Beschleunigung der Embryonalentwicklung des abgelegten Eies ermöglicht. In welchem Entwicklungsstadium das Ei abgelegt wird, liess sich bisher noch nicht feststellen; Viviparität scheint mir nicht ausgeschlossen.

Da äussere Geschlechtsdifferenzen fehlen, kann ich nur vermuthungsweise einige kleinere und schmalere Exemplare von *Dorylomimus* als Männchen bezeichnen. Ihre Physogastrie ist etwas geringer als beim ♀, aber immerhin noch beträchtlich. Zu Schnittserien wurde keines derselben verwandt. Daher kann ich auf die anatomischen Grundlagen der Physogastrie beim ♂ nicht weiter eingehen. Jedenfalls ist auch hier das Fettgewebe an derselben betheiligt.

Dorylogaster n. g. Aleocharinorum.

(Taf. 30. Fig. 4.)

Corporis forma, praesertim abdominis, formicae similis. Antennae pedesque longissimi; antennae et pedes antici corporis longitudine; pedes medii et postici corpore duplo longiores. Caput cylindricum, latitudie longius, oculis magnis. Antennae geniculatae, art. 1o crasso, scapiformi, sequentibus elongatis, latitudine multoties longioribus, sed brevioribus 1o, art. 9o et 10o subito brevioribus, subquadratis; 11o valde elongato et acuminato, longiore 1o. Prothorax capitis latitudine, elongatus, convexus, in medio paullo constrictus. Elytra thorace breviora, transversim quadrata. Abdomen inflatum, vix tenuissime marginatum, cordiforme, basi valde constrictum, dein inflatum et postice valde acuminatum. Coxae longissimae, omnes inter se approximatae; tibiae apice inermes; tarsi sat longi, sed omnes uniarticulati, infra dense pilis albis membranaceis (Hafthaare) vestiti.

Oris partes: Mandibulae simplices, acutae. Labrum antice sinuatum. Maxillae breves, latae, exterior longior interiore. Palpi maxillares 5-articulati, sat validi, art. 3o longe cylindrico, 4o brevi, conico, 5o perbrevi, subcylindrico. Palpi labiales 4-articulati, art. 2o crasso, cylindrico, latitudine paullo longiore; 3o longitudine 2i sed

perangusto, curvato; 4o perbrevi, a 3o vix distincto. Ligula simplex, lanceolata; paraglossae breves.

Ebenfalls eine sehr merkwürdige Gattung, durch die abnorme Länge ihrer Fühler und Beine und den breit herzförmigen, an *Cremastogaster* erinnernden Hinterleib ausgezeichnet. Das Endglied der Taster ist nur schwach vom vorletzten abgesetzt.

Von *Dorylomimus* ganz verschieden durch den kurzen Fühlerschaft, die sehr langen Beine, die eingliedrigen Tarsen und den dick herzförmigen, fast ungerandten Hinterleib. Ich rechne diese Gattung wegen ihrer Körperform, namentlich wegen des sehr ameisenähnlichen Hinterleibes zum Mimicrytypus, obwohl sie nicht auf einer so hohen Stufe desselben steht wie *Dorylomimus*.

Auf die Tarsenbildung von *Dorylogaster* möchte ich besonders aufmerksam machen. Die Tarsen gleichen am meisten denjenigen von *Sympolemon*, sind aber bedeutend länger, von der Basis bis zur Spitze allmählich verengt, ohne dicke Stachelborsten, wie sie bei *Sympolemon* sich finden; Klauen fehlen wie bei diesem. Da die sehr zahlreichen Hafthaare, welche die Sohle der eingliedrigen Tarsen bilden, nur zum Anheften an einen Gegenstand, nicht zum Laufen, erworben sein können, wird *Dorylogaster* ohne Zweifel auf seinen Wirthen gelegentlich reiten oder umherklettern. Ausserdem dienen die langen Beine von *Dorylogaster* wohl auch zur selbständigen Begleitung ihrer Wirthe, wie dies auch bei *Sympolemon* der Fall ist.

Eigenthümlich ist die Behaarung des Körpers von *Dorylogaster*, die bei den specifischen Merkmalen zu erwähnen sein wird. Während sonst der Hinterleib der Staphyliniden dichter und länger beborstet zu sein pflegt als der Vorderkörper, ist bei *Dorylogaster* der Hinterleib kahl, die Flügeldecken kaum sichtbar behaart, Kopf und Halsschild dagegen, namentlich ersterer, mit abstehenden, steifen, nach vorn gerichteten Borsten besetzt. Die biologische Bedeutung dieser Eigenthümlichkeit ist einstweilen unbekannt.

Dorylogaster longipes n. sp.

(Taf. 30, Fig. 4.)

Picea, antennis pedibusque dilutioribus, subopaca; capite aspero, granuloso, prothorace abutaceo et subtiliter granuloso, elytris coriaceis, subtiliter granulosis, abdomine dense reticulato-punctato. Caput et prothorax setis antrorsum directis vestita, elytra et abdomen nuda. Long. corp. 2 mm, long. pedum posteriorum 4 mm.

Ein Exemplar lag vor, von P. Kohl in einem Zuge von *Anomma wilverthi* Em. gefangen. Weitere biologische Notizen über diese Art liegen nicht vor.

4. *Dorylocerus n. g. Aleocharinorum.*

In einem Zuge von *Dorylus* (*Anomma*) *kohli* Wasm., der nach einem Regen oberirdisch marschirte, fand P. Kohl bei St. Gabriel (Stanleyville) ausser *Pygostenus pusillus*, *Dorylopora kohli*, *Demera kohli* etc. auch eine merkwürdige kleine Aleocharine, die mit den bei *Dorylus helvolus* lebenden Gattungen *Dorylobius* Rafer. (Raffray et Fauvel *1*, p. 25) und *Dorylostethus* Brauns (*1*) verwandt ist, besonders mit ersterer Gattung, aber doch von beiden sich bedeutend unterscheidet. Von *Dorylostethus* trennt sie der viel geringere Grad der *Dorylus*-Mimicry, indem bei der neuen Gattung weder der Kopf noch das Halsschild verlängert oder quer eingeschnürt sind und auch der Hinterleib nicht die eiförmige Gestalt eines kleinen ♀ von *Dorylus* hat. Auch die Fühler haben eine viel geringere *Dorylus*-Aehnlichkeit als bei *Dorylostethus*. Vom *Dorylobius* unterscheidet sich die neue Gattung durch den viel kürzern längsgerinnten Kopf, durch das längere, schaftförmige erste Fühlerglied, durch das stark gewölbte Halsschild, die viel breitern Flügeldecken und den kürzern, hochgerandeten, oben nicht gewölbten, sondern flach ausgehöhlten Hinterleib. Während ferner bei *Dorylostethus* und *Dorylobius* die Fühler einander an der Basis stark genähert sind, stehen sie bei der neuen Gattung in gewöhnlicher Stellung weit von einander unmittelbar neben dem Vorderrande der grossen, halbkugelförmigen Augen. Die vorliegende Gattung gleicht im Habitus einigermaassen *Falagria* oder *Ilyobates* und scheint mir zwischen dem normalen Aleocharinentypus und den beiden oben erwähnten aberranten Gattungen zu vermitteln, unter denen *Dorylostethus* durch einen hohen Grad von *Dorylus*-Mimicry ausgezeichnet ist. Da die Fühler gekniet sind, ein verlängertes erstes Glied und eine keulenförmig verdickte Spitze haben, gleicht die Fühlerform der neuen Gattung einigermaassen, wenn auch viel weniger als bei *Dorylostethus*, derjenigen der kleinsten ♀♀ von *Dorylus*; daher nenne ich die neue Gattung *Dorylocerus*:

Corpus parvum, sat breve et robustum, antice valde convexum. Caput liberum, collo perbrevi thoraci conjunctum, convexum, globosum, in medio longitudinaliter canaliculatum. Antennae robustae, capite thoraceque paullo longiores, fractae, apice valde incrassatae, basi inter se longe distantes: art. 1° modice elongato, scapiformi, 2° latitudine paullo

longiore, 3o vix oblongo, 4o—7um quadratis vel vix transversis, 8o—10um valde transversis, cum art. 11o clavam formantibus; 11o mogno et crasso, apice acuminato, quatuor praecedentibus unitis longitudine aequali. Prothorax capite fere minor, valde convexus, subcordiformis, profundissime trifoveolatus, fovea media longa, lateralibus brevioribus. Elytra thorace dimidio longiora et duplo latiora, trisulcata (sulca communi suturali et singula laterali), basi in medio bifoveolata, humeris gibbosis. Abdomen latum, apice sensim acuminatum, alte marginatum, supra excavatum. Pedes sat breves, sed tarsis longis, 5-articulatis.

Die Mundtheile konnte ich an dem einzigen Exemplare nicht mikroskopisch präpariren.

Dorylocerus fossulatus n. sp.

Piceus, capite nigro, antennarum basi pedibusque testaceis, paullo nitidus, breviter sed dense albopilosus, abdomine praeterea nigrosetoso. Caput dense grosseque punctatum, prothorax subtilius punctatus, elytra grosse, abdomen dense subtiliterque punctata. Long. 1,3 mm.

5. *Dorylopora n. g. Aleocharinorum.*

(Taf. 30, Fig. 5.)

Unter den Kohl'schen *Anomma*-Gästen von St. Gabriel bei Stanleyville befinden sich zwei Arten einer sehr schmalen kleinen Aleocharine, die einen tief längsgefurchten Kopf und Längskiele auf Halsschild und Flügeldecken hat. Sie ist mit *Dorylobius* Raffr. (Raffray et Fauvel *l.* p. 25) einigermaassen verwandt, aber durch die flachgedrückte parallele Gestalt und die erwähnten Kielbildungen von ihr verschieden, sowie auch durch das lange Endglied der Kiefertaster, die ungezähnten Oberkiefer, die tief zweilappige Zunge und die Bildung des 2. und 3. Fühlergliedes. Auch mit *Ecitophila* Wasm. aus Brasilien besitzt die neue Gattung einige Aehnlichkeit.

Von den zwei durch P. Kohl entdeckten Arten ist die eine, *D. costata*, in einem Zuge von *Anomma wilverthi* Em. October 1901 gefangen worden; die andere, *D. kohli*, in einem Zuge von *Anomma kohli n. sp.*[1]), die nur ausnahmsweise oberirdisch zu wandern scheint; die meisten andern Gäste der letztern Ameise schliessen sich nämlich mehr an jene von *Dorylus helvolus* als von *Anomma wilverthi* an.

Ich gebe nun die Diagnose der neuen Gattung:

1) Beschreibung im III. Theil dieser Arbeit, No. 1.

Valde elongata, angusta et parallela, fere filiformis. Caput oblongo-quadratum, sulca media longitudinali profunda. Antennae 11-articulatae, capite thoraceque breviores, art. 2o 3oque parvis, haud elongatis, apice valde incrassatae instar clavae quadriarticulatae. Mandibulae simplices. Maxillae longitudine inter se aequales, exterior apice setoso, interior longe spinosa. Palpi maxillares validi, 4-articulati, art. 3o magno et inflato, 4o dimidio tantum breviore 3o, subulato. Ligula brevis, biloba, lobis usque ad basin separatis, angustis. Palpi labiales 3-articulati, 2o subquadrato, 3o anguste cylindrico, longitudine 1i.

Prothorax oblongo-ovatus, disco bicostato et profunde trisulcato, margine etiam laterali elevato, costiformi (thorax proinde quadricostatus). Elytra thorace paullo latiora et longiora, quadricostata et trisulcata, sulca media (suturali) angustiore, lateralibus latioribus: costae externae in ipso margine laterali elytrorum (elytra proinde epipleuris carinatis). Abdomen elongatum, in medio vix inflatum, facie dorsali segmentorum et segmento penultimo toto convexo. Prosternum alte et acute carinatum. Pedes 5-articulati, posteriorum articulo primo elongato.

Die neuen Arten sind:

Dorylopora costata n. sp.

(Taf. 30, Fig. 5.)

Rufobrunnea, capite piceo, paullo nitida, capite et costarum interstitiis in thorace et elytris dense granuloso-punctatis. Abdomen parce pubescens, densissime subtilius punctatum. Antennae art. 1o clavato, 2o 3oque breviter conicis, latitudine haud longioribus, sequentibus transversis, 4 ultimis clavam crassam formantibus, art. 8o, 9o et 10o longitudine fere triplo latioribus, 11o ovato-acuminato, duobus praecedentibus longitudine aequali. Long. 2,5 mm.

Nur 1 Exemplar lag vor.

Dorylopora kohli n. sp.

Praecedenti similis corporis forma et sculptura granulosa corporis antici, sed minor et multo angustior, rufobrunnea, capite elytrisque nigropiceis. Caput multo latius canaliculatum quam in D. costata, prothorax basin versus paullo angustatus, costis prothoracis et elytrorum multo minus elevatis et magis obtusis. Long. 2 mm.

Auch von dieser Art lag nur 1 Exemplar vor.

6. Genus *Demera* Fauv. (*Derema* Fauv. olim.).

(Raffray et Fauvel *1*, p. 41.)

Von dieser Gattung beschrieb Fauvel l. c. (p. 42—43) 2 Arten, *D. foveicollis*, Gast von *Dorylus helvolus* L. aus der Capcolonie (Raffray!) und *D. senegalensis* ohne nähere Wirthsangabe vom Senegal. Eine dritte Art, *D. fauveli*, bei *Lobopelta nitida* Fr. Sm. in Natal von G. D. Haviland entdeckt, beschrieb ich *107*.

Von P. Kohl liegen aus St. Gabriel bei Stanleyville 2 neue Arten dieser Gattung vor. Die eine, *D. kohli*, wurde von ihm in einem Zuge von *Anomma kohli n. sp.* gefunden; sie schliesst sich eng an *D. foveicollis* Fauv. vom Cap an und bestätigt die nähere biologische Verwandtschaft von *Anomma kohli* mit den unterirdisch lebenden *Dorylus* s. str., obwohl jener Zug von *Anomma kohli* ein oberirdischer war.[1]) Die andere Art, *D. nitida*, wurde von P. Kohl in einem Zuge von *Anomma wilverthi* gefangen; sie weicht durch ihre Grösse, durch die glänzende Sculptur des Vorderkörpers, die längeren Fühler u. s. w. weit von ihren Verwandten ab. Ich gebe nun die Beschreibung der neuen Arten.

Demera kohli n. sp.

Nigra, parum nitida, dense rauceque punctata, ore et pedibus testaceis, abdomine dense pubescente. Antennae capitis thoracisque longitudine, art. 3o quadrato, sequentibus usque ad 10um transversis, latitudine crescentibus, 7—10 longitudine plus duplo latioribus, 11o crasso, tribus praecedentibus unitis paullo longiore. Caput transversum, convexum, rotundatum, oculis magnis. Prothorax capite paullo latior, transverso-quadratus, angulis posticis obtusis, foveolis lateralibus profundis longisque, foveola media basali parva et obsoleta. Elytra thorace latiora et plus dimidio longiora. Long. 2 mm.

Nur 1 Exemplar lag vor. — Von *D. foveicollis* Fauv. durch die schwarze Färbung, die dichte und rauhe, fast körnige Punktirung des Vorderkörpers, die tiefern Seitengruben des Halsschilds u. s. w. verschieden.

Demera nitida n. sp.

Brunneo-testacea, capite picco, pedibus et antennis praeter apicem flavotestaceis. Caput nitidum, subtiliter alutaceum et distincte punctu-

1) Vgl. im III. Theile dieser Arbeit, No. 1.

latum. Oculi magni, prominentes. Antennae graciliores quam in aliis speciebus ejusdem generis, apicem versus modice incrassatae; art. 3o paullo breviore 2o, 4—6 vix oblongis, 7o quadrato, 8—10 transversis, 11o crassiore, obtuso, duobus praecedentibus unitis longitudine aequali; art. 1—7 flavotestaceis, ceteris piceis. Prothorax capitis latitudine, subquadratus, convexus, nitidus, subtilissime alutaceus, parce subtiliter granulosus; linea longitudinali media tenui, fovea basali parva sed profunda et impressione utrimque laterali obsoleta instructus. Elytra thorace longiora et apice multo latiora, nilida, subtiliter sat dense punctata et flavopubescentia; disco elytrorum utrimque oblique impresso. Abdomen subnitidum, aspere (reibeisenartig) punctatum, marginatum, dense flavopilosum et insuper nigrosetosum. Long. 3,5 mm.

Nur 1 Exemplar lag vor.

7. *Dorylonilla n. g. Aleocharinorum.*

(Taf. 30, Fig. 6.)

Im Habitus mit *Notothecta* verwandt, aber durch den freien, kurz gestielten Kopf ganz verschieden. Wahrscheinlich ist die neue Gattung mit *Demera* Fauv. näher verwandt, entfernt sich jedoch von ihr durch die fast *Dinarda*-artige, in der Mitte breite, nach hinten stark verschmälerte Gestalt, durch das breite, an den Hinterecken zahnförmig vorgezogene Halsschild und die in einen Dorn ausgezogenen Hinterecken der Flügeldecken.

Corpus depressum, in medio latum, antice et praesertim postice angustatum. Caput magnum, liberum, collo brevi thoraci conjunctum, transversum. Antennae breves, apice valde incrassato, capite thoraceque vix longiores.

Prothorax capite haud longior, sed latior, valde transversus, subconvexus, lateribus rectis basin versus divergentibus, angulis posticis acute prominentibus. Elytra multo latiora prothorace, angulis externis posticis in spinam productis. Abdomen latum, marginatum, apicem versus angustatum. Pedes breves, antici 4-, medii et postici 5-articulati.

Die Mundtheile konnte ich an dem einzigen Exemplare nicht mikroskopisch präpariren.

Dorylonilla spinipennis n. sp.

(Taf. 30, Fig. 6.)

Picea, capite nigro, subopaca, abdomine nitidiore; dense rauceque punctata, abdomine striolatopunctato. Antennarum art. 1o brevi, sub-

clavato, 2o breviter cylindrico, paullo oblongo; 3o angustiore 2o et paullo breviore, obconico; 4o 5oque quadratis, sequentibus sensim valde incrassatis transversis; 11o crasso, obtuse acuminato. Prothorax linea tenui longitudinali media, fovea basali et utrimque foveola laterali instructus. Long. vix 2 mm.

Nur 1 Exemplar lag vor, aus einem Zuge von *Anomma wilverthi* Em. bei St. Gabriel, Stanleyville.

8. *Dorylophila n. g. Aleocharinorum.*

(Taf. 31, Fig. 7.)

Die Gattung scheint mit *Aleochara* Grav. verwandt zu sein durch die 5gliedrigen Tarsen aller Beine und die 5gliedrigen Kiefertaster (Fig. 7a). Aber während bei *Aleochara* das 5. Glied der Kiefertaster sehr klein ist, ist es bei *Dorylophila* sogar doppelt so lang wie das 4. Ferner sind die Lippentaster bei *Aleochara* deutlich 4gliedrig, während sie bei *Dorylophila* nur 3gliedrig sind. Ferner ist der Kopf frei, durch einen kurzen Hals mit dem Prothorax verbunden. Die Körperform ist in der Mitte ziemlich breit, nach vorn schwach, nach hinten stärker verengt. Sehr eigenthümlich ist das breite, quer elliptische Halsschild, dessen Ecken mit den Seiten vollkommen verrundet sind; ferner fällt die tiefe halbkreisförmige Furche auf, die, vor der Mitte der Halsschildseiten beginnend, nahe dem Rande um die ganze hintere Hälfte des Halsschildes verläuft. Die Flügeldecken haben einen kielförmig erhöhten Seitenrand, der an die *Dinardini* erinnert, aber weniger scharf ist.

Corporis forma in medio lata, antice et postice angustata. Caput parvum, transversum, liberum. Antennae validae, fractae, apice incrassatae, thoracis basin superantes. Oculi magni, ori approximati. Labrum subtruncatum. Mandibulae simplices. Maxillae breves, exterior vix longior interiore. Palpi maxillares (Fig. 7a) 5-articulati, art. 2o et 3o apicem versus incrassato, 4o brevi, cylindrico, 5o duplo longiore 4o, anguste conico. Ligula profunde biloba, lobis angustis (ut in Aleochara); paraglossae ligulae basin vix superantes. Palpi labiales 3-articulati, art. 2o brevi, 3o longiore 2o, sed anguste cylindrico.

Prothorax latus, transversim ellipticus, lateribus cum angulis omnino rotundatis, parte postica prope marginem profunde semicirculariter impressa. Scutellum triangulare. Elytra basi thoracis latitudine, apicem versus sensim dilatata, juxta marginem lateralem sulcata, ita ut margo

ipse subcarinatus appareat. Abdomen marginatum, latum, apicem versus angustatum.

Dorylophila rotundicollis n. sp.

(Taf. 31, Fig. 7.)

Rufobrunnea, opaca, dense subtiliterque granuloso-punctata. Caput subnitidum, transversim oratum, subtiliter punctulatum. Antennae art. 1o cylindrico, 2o 3oque oblongo-conicis, 3o paullo longiore 2o, 4o—10um subquadratis, latitudine sensim crescentibus, ultimis paullo transversis; 11o crasso, acuminato, duobus praecedentibus unitis longitudine aequali. Prothorax capite multo latior, subtilissime granulosus, praeter impressionem semicircularem circa marginem lateralem et basalem linea tenuissima media longitudinali instructus. Elytra thorace parum longiora, dense granulosopunctata, dense sed brevissime flavopubescentia. Abdomen basi dense, apicem versus minus dense punctatum, dense flavopubescens. Long. corp. 3 mm.

9. Genus ***Myrmedonia*** Er.

(in: Käfer Mark V. 1, 1837, p. 286.)

Von dieser kosmopolitischen Gattung, der einzigen, welche den Dorylinengästen der alten und der neuen Welt gemeinsam ist, lagen in P. Kohl's Material 2 Arten mit sehr langen Fühlern und Beinen vor, bei *Anomma wilverthi* im Nachtrabe eines Zuges gefangen. Da unsere myrmekophilen Myrmedonien bei *Lasius fuliginosus* als Synechthren von ihren Wirthen leben, indem sie einzelne Ameisen in Stücke reissen und auffressen, ist wohl anzunehmen, dass auch die Myrmedonien bei *Anomma* eine ähnliche Lebensweise führen. Vgl. auch die Beobachtungen von P. Kohl über *Aenictonia kohli*. (Im II. Theil dieser Arbeit No. 2.)

Die beiden neuen Myrmedonien lassen sich folgendermaassen unterscheiden:

a Kopf kaum quer, Halsschild und Flügeldecken ziemlich dicht und grob, aber nicht tief punktirt, die Punkte mit langen gelben Haaren besetzt; Halsschild mit tiefer und breiter Längsfurche in der Mitte, ohne Basaleindrücke; vorletztes Fühlerglied kaum länger als breit. Dunkler gelbbraun, 4 mm: *Myrmed. kohli n. sp.*

a¹ Kopf stark quer, Halsschild und Flügeldecken sehr fein netzartig gerunzelt mit zerstreuten, borstentragenden Körnchen besetzt; Halsschild nur mit feiner Mittellinie, an der Basis mit einem

breiten Quereindruck, der an den Seiten nach vorn umbiegt und dadurch 1 Mittelgrübchen und 2 Seitengrübchen bildet; vorletztes Fühlerglied fast doppelt so lang wie breit. Heller gelbbraun, 5 mm: *Myrmed. pedisequa n. sp.*

Da schon so viele *Myrmedonia* beschrieben worden sind, lasse ich hier noch die eingehenderen Diagnosen der neuen Arten folgen:

Myrmedonia kohli n. sp.

Sordide testacea, longe flavopilosa, capite, thorace, elytris et cingulo ante abdominis apicem plerumque infuscatis. Caput rotundatum, nitidum, flavopilosum, impunctatum, fronte subtiliter canaliculata. Antennae perlongae, dimidio corpore longiores, art. 3o paullo tantum longiore 2o vel 4o, sequentibus sensim multo brevioribus, sed omnibus oblongis, 10o latitudine parum longiore, 11o dimidio longiore 10o, apice obtuso. Oculi magni, sed vix prominentes. Prothorax capitis latitudine, convexus, basin versus angustatus, subcordiformis, latitudine haud longior, profunde lateque canaliculatus, dense grosseque punctatus et dense flavopilosus. Elytra thorace latiora sed parum longiora, grosse sed obsolete punctata, flavopilosa. Abdomen marginatum, nitidum, impunctatum, nigrosetosum Long. 4 mm.

Mas: Prothorace elytrisque subopacis, dense alutaceis, segmento ultimo dorsali apice emarginato.

Fem.: Prothorace elytrisque nitidis, vix alutaceis, segmento ultimo dorsali apice haud emarginato.

Von *Myrmedonia dorylina* Wasm. (*102*), die bei *Dorylus helvolus* in der Capcolonie lebt, durch geringere Grösse, schmutzig gelbbraune bis braune Färbung, das gewölbtere, fast herzförmige Halsschild, die viel längern Fühler, die dichte gelbe Behaarung des Vorderkörpers u. s. w. verschieden.

Myrmedonia pedisequa n. sp.

Praecedenti corporis forma similis, sed major, dilute testacea, parcius flavosetosa. Caput transversum, parce punctatum et flavopilosum, fronte impressa. Antennae perlongae, dimidio corpore multo longiores, art. 4—10 longitudine parum decrescentibus, 10o latitudine duplo longiore; 11o duplo fere longiore 10o, acuminato. Prothorax convexus, latitudine haud longior, subtiliter canaliculatus, basi transversim impressa et triforeolata: subtilissime alutaceus, parce granulosus, granis flavosetigeris. Elytra thorace

latiora et paullo longiora, subtilissime alutacea, parce granulosa, granis flavosetigeris. Abdomen nitidum, impunctatum, nigrosetosum. 5 mm.

Von dieser letztern Art lag nur ein etwas verletztes Exemplar vor.

10. *Dorylonia n. g. Aleocharinorum.*

(Taf. 31, Fig. 8.)

Generi Myrmedonia Er. proximum; sed differt: capite permagno, globoso, sulcato; prothorace convexo, cordiformi, prope basin valde constricto et transversim sulcato, marginibus lateralibus valde deflexis, desuper haud visibilibus. Oris partes et tarsi ut in Myrmedonia.

Durch die eigenthümliche Bildung von Kopf und Halsschild von *Myrmedonia* verschieden. Durch den sehr grossen Kopf und das stark eingeschnürte Halsschild bildet diese Gattung einen Uebergang von den Gästen des indifferenten Typus [1]) (*Myrmedonia*) zu denjenigen des Mimicrytypus. Für unser Auge gleicht *Dorylonia* sogar weit mehr einer gleich grossen ♀ von *Anomma*, als dies bei *Dorylomimus* der Fall ist, obwohl letzterer in der Form der einzelnen Körpertheile viel ameisenähnlicher sich erweist.[2])

Dorylonia laticeps n. sp.

(Taf. 31, Fig. 8.)

Gracilis, rufotestacea, capite, elytris et cingulo ante abdominis apicem plerumque infuscatis; tota dense subtiliterque alutacea, submitida. Caput latissimum, cum oculis magnis prominentibus fere elytrorum latitudine, fere duplo latius prothorace, globosum, profunde longitudinaliter sulcatum. Antennae graciles, elytrorum medium attingentes, geniculatae; art. 1o longo, scapiformi; art. 3o dimidio longiore 2o, 2o 4oque ejusdem longitudinis: articuli a 5o sensim paullo breviores et crassiores, sed etiam ultimi latitudine saltem dimidio longiores; art. 11o acuminato, duplo longiore 10o. Prothorax elongatus, cordiformis, convexus, ante basim valde constrictus et profunde transversim impressus, disco longitudinaliter canaliculato. Elytra duplo latiora prothorace et paullo longiora, subquadrata. Abdomen minus dense alutaceum, marginatum, basi attenuatum et post medium paullo inflatum. Pedes longi et angusti. Long. 4,5—4,8 mm.

1) Dieser rein morphologische Typus darf nicht verwechselt werden mit der biologischen Kategorie der indifferent geduldeten Gäste. Beide Eintheilungen gehen von ganz verschiedenen Gesichtspunkten aus.

2) Daher scheint die Mimicry von *Dorylonia* mehr zum Schutze gegen äussere Feinde als zur Täuschung des Tastsinnes der Wirthe zu dienen und weicht somit vom eigentlichen Mimicry-Typus der Dorylinen-Gäste ab. Vgl. *135*.

In Mehrzahl in Zügen von *Anomma wilverthi*, bei St. Gabriel, Stanleyville (Kohl!).

11. Genus *Aenictonia* Wasm. (114, p. 270).

Durch das längsgerippte Halsschild, den gehöckerten Kopf und den gekielten Seitenrand der Flügeldecken ausgezeichnet, im übrigen mit *Myrmedonia* verwandt, von der sie sich phylogenetisch abgezweigt hat durch Anpassung an die dorylophile Lebensweise, und zwar durch Entwicklung eines Trutztypus, der sich jedoch nicht auf die ganze Körperform (wie bei den *Trilobitideidae*, bei den *Cephaloplectini* und den *Pygostenini*) bezieht, sondern nur auf einzelne, eines besondern Schutzes bedürftige Körpertheile (Kopf, Halsschild, Flügeldecken). Die mit der Rippenbildung der Oberfläche jener Körpertheile parallel gehende Furchen- oder Grubenbildung der Zwischenräume bildet gewissermaassen einen Uebergang zu den Exsudatgruben der Symphilen und bestätigt meine frühere Hypothese, dass bei den Dorylinengästen der morphologische Symphilentypus (*Sympolemon*, *Ecitogaster*) mit dem Trutztypus in genetischem Zusammenhange steht.

Nach den Beobachtungen von P. Kohl an *Aenictonia kohli* Wasm.[1]) gehören die *Aenictonia* zu den Synechthren, die sich ihren Wirthen gewaltsam aufdrängen und den Zügen der Treiberameisen gleich Hyänen oder Schakalen folgen, um kranke oder verwundete Ameisen als Beute zu zerreissen. Ihre Lebensweise entspricht somit derjenigen unserer Myrmedonien bei *Lasius fuliginosus*, welche über vereinzelte Arbeiterinnen ihrer Wirthsameise herfallen und sie in Stücke reissen.[2])

Einen Uebergang zwischen *Myrmedonia* und *Aenictonia* bildet *M. lobopeltina* Wasm. (*107*) aus Natal, die in der Halsschildform an letztere Gattung sich annähert und durch den scharf abgesetzten Seitenrand desselben den ersten Anfang einer Seitenrippe zeigt.

Uebersicht der *Aenictonia*-Arten.

(Halsschild bei allen Arten mit 4 stark erhabenen Längsrippen, 2 mittlern und 2 seitlichen).

1 Flügeldecken nur mit je einer Längsrippe (zusammen 2), die durch den gekielten Seitenrand gebildet wird 2

1¹ Flügeldecken mit je drei Längsrippen (zusammen 6), einer an

1) Dieselben folgen im II. Theile dieser Arbeit unter No. 2.

2) Vgl. Wasmann *1*, p. 61—63 u. *19*.

der Naht, einer auf der Mitte der Scheibe und einer am Seitenrand. Hinterecken des Halsschilds stumpfwinklig; Rippen des Halsschilds ungezähnt. Kopf mit einem hufeisenförmigen Höcker, der die ganze Stirn umgiebt. Hinterecken des Kopfes halbkugelförmig vortretend. Fühler und Beine sehr schlank, erstere die Flügeldeckenspitze überragend. Gelbbraun mit dunklerm Kopf bis pechbraun mit schwarzem Kopf. 5 mm. Oberer Congo (St. Gabriel bei Stanleyville P. Kohl!) bei *Anomma wilverthi* Em.: *Aenictonia anommatophila n. sp.* (Taf. 31, Fig. 9).

2 Grössere Art (6,5—7 mm), Hinterecken des Halsschildes spitz zahnförmig vortretend, die Mittelrippen des Halsschildes nahe dem Vorderrande zahnförmig aufgebogen. Kopf unmittelbar über den Fühlerwurzeln mit je einer aufgebogenen Platte und einer zweiten über dem Auge; Hinterecken des Kopfes breit gerundet und kielförmig flachgedrückt. Flügeldecken stark flachgedrückt, sehr grobkörnig granulirt. Fühler und Beine schlank, erstere den Hinterrand der Flügeldecken erreichend. Gelbroth mit schwarzem Kopf und braunen Flügeldecken. Oberer Congo (St. Gabriel. Kohl!) bei *Anomma wilverthi* Em.: *Aenictonia kohli n. sp.*

2¹ Kleinere Art (5 mm), Hinterecken des Halsschildes vollkommen gerundet, die Rippen des Halsschildes ungezähnt. Seiten der Stirn stark aufgebogen und hinten je ein Scheitelhorn bildend; Hinterecken des Kopfes hornförmig vorspringend. Flügeldecken mässig flachgedrückt, fein granulirt. Fühler und Beine kurz, erstere nur die Mitte der Flügeldecken erreichend. Einfarbig rothbraun. Oranje-Freistaat (Brauns!) bei *Aenictus eugenii* Em.: *Aenictonia cornigera* Wasm. (Taf. 31, Fig. 10).

12. Genus ***Sympolemon*** Wasm. (*114*, p. 262 u. tab. 14, fig. 18, a—b). (Taf. 31, Fig. 11, a—b u. Taf. 32, Fig. 11 c.)

Die erste Art dieser merkwürdigen Gattung, die an der Grenze zwischen den *Aleocharini* und den *Pygostenini* steht und besonders durch ihre Halsschildfurchen sich auszeichnet, ist *Sympolemon anommatis* Wasm. (Taf. 31, Fig. 11), welche von E. Luja in einer Armee von *Anomma wilverthi* Em. bei Kassai am untern Congo entdeckt und von mir beschrieben worden war (*114*, p. 258 ff.). Sie ist nun auch in den Zügen derselben Treiberameise am obern Congo zu St. Gabriel bei Stanleyville durch P. H. Kohl in grösserer Anzahl wiedergefunden worden. Die Lebensweise dieses Staphyliniden

ist in mancher Beziehung noch ein Räthsel. Seine Tarsen sind, wie ich bereits früher hervorgehoben, bloss eingliedrig, rudimentär und so dicht mit an der Spitze trichterförmig erweiterten, membranösen Hafthaaren besetzt, dass man sie mit Pantoffeln vergleichen könnte (siehe auch *114*, tab. 14, fig. 18 b.) Man muss hieraus schliessen, dass es für den Käfer von grosser Wichtigkeit ist, sich bei bestimmten Gelegenheiten an die Treiberameisen oder an deren Brut anzuklammern. Thatsächlich wurde er jedoch von P. Kohl niemals auf einer Ameise reitend gefunden, sondern nur blitzschnell zwischen und über dieselben hinweglaufend: seine Schnelligkeit übertrifft sogar noch weit jene der Wirthe.[1]) Die Mundtheile von *Sympolemon*, die sehr stark verbreiterte Zunge und Nebenzungen sowie die reducirten Lippentaster (*114*, tab. 14, fig. 18 a) deuten ferner hinreichend an, dass dieser Gast aus dem Munde seiner Wirthe sich füttern lässt, obwohl es P. Kohl noch nicht gelang, eine derartige Scene direct zu beobachten. Die Seiten des verdickten Hinterleibes, der mit einer doppelten gelben Behaarung versehen ist, sowie auch die Längsgruben der Flügeldecken und des Prothorax, dienen zur Ausscheidung eines symphilen Exsudates, und zwar eines directen Fettproductes (vgl. das Ergebniss der Schnittserie); hiermit stimmt auch der eigenthümliche Fettglanz des Vorderkörpers überein, der an *Clariger*, *Lomechusa*, *Hetaerius* und *Paussus* erinnert. Wie müssen daher den *Sympolemon anommatis* ebenso wie seinen bei *Eciton praedator* lebenden brasilianischen Doppelgänger, *Ecitogaster schmalzi* Wasm., als einen echten Gast (Symphilen) der Dorylinen betrachten und zwar als Vertreter eines Symphilentypus, der aus dem Trutztypus hypothetisch abzuleiten ist (vgl. hierüber Wasmann *130* u. *135*).

Interessante und theilweise ganz unerwartete Aufschlüsse über die Lebensweise von *Sympolemon anommatis* gab mir eine Sagittalschnittserie eines ♂.

Die schlanken Fühler zeigen so eng gedrängte Glieder, dass dieselben teleskopartig in einander geschoben sind; der Apicalrand des vorhergehenden Segmentes greift nämlich über den Basalrand des folgenden hinüber und umschliesst ihn (vgl. das Photogramm von Glied 10, Taf. 31, Fig. 11 a); dadurch werden die Fühler vor dem Zerreissen durch die Ameisenkiefer geschützt. Merkwürdig ist eine oberhalb der Mitte des letzten Fühlergliedes seitlich gelegene

1) Vgl. auch die Beobachtungen von P. Kohl im II. Theil dieser Arbeit, No. 3.

ungewöhnlich grosse Sinnesgrube von knospenförmiger Gestalt, unten erweitert und oben zu einer schmalen Eingangsspalte verengt. Die ganze Wand dieser Grube ist dick chitinisirt, daher mit doppelter Contour; in der Basis der Grube sitzen zwei lang kegelförmige, einfach contourirte, membranöse Papillen auf (vgl. das Photogramm Taf. 31, Fig. 11b.) Die Oeffnung der Sinnesgrube ist schräg nach oben gerichtet und von den feinen Tasthärchen der Fühlerwand umgeben. Die Fühlerspitze ist mit längern, fast stachelartigen gelben Borsten besetzt. Die Innervation des Fühlers ist sehr stark entwickelt. Ein mächtiger doppelter Nervenstrang, der nur an der Verbindungsstelle der Fühlerglieder zu einem Strange zusammengeschnürt wird, steigt bis in das letzte Fühlerglied hinauf und giebt nach allen Seiten feine Zweige ab, die in einer dicken Schicht von sehr kleinen Sinneszellen unterhalb der die Tasthärchen tragenden Cuticula endigen. Zu der oben erwähnten Sinnesgrube verläuft ein stärkerer Nervenzweig, der unterhalb der Basis der Grube sich zweitheilt und daselbst im Doppelganglion zu bilden scheint.

Die Tarsen von *Sympolemon* erweisen sich auf den Längsschnitten eines Vorderfusses als innerlich dreigliedrig. Das erste Glied umschliesst nämlich ein schmales, nach der Basis spitz verengtes zweites Glied und in dem apicalen Ende dieses zweiten Gliedes ist wieder ein sehr kleines, schmales Klauenglied eingeschlossen. Aeusserlich erscheinen die Tarsen jedoch eingliedrig.

Die Hoden des zu dieser Schnittserie verwandten ♂ sind stark entwickelt, aber sehr weit nach vorn gerückt, bis in den Thorax hinein.

Das Exsudatgewebe von *Sympolemon* ist das eigentliche Fettgewebe. Die Hinterleibsseiten zeigen unterhalb der mit gelben Borsten besetzten Ränder eine ziemlich dicke Schicht von sehr zartem und feinmaschigem Fettgewebe, welches continuirliche Syncytien mit zahlreichen kleinen punktförmigen Kernen bildet. An dieses schliesst sich ein sehr feinkörniges Blutgewebe an, das jedoch meist unterhalb des Fettgewebes liegt, so dass es wohl nicht als Exsudatgewebe betrachtet werden kann. Die gelben Härchen des Hinterleibes, die ich als Verdunstungstrichome des Exsudats betrachte, sind zweierlei: sehr zahlreiche dünne und feine, und spärliche längere und dickere, fast stachelförmige, die hauptsächlich auf dem gewulsteten Seitenrande stehen und wahrscheinlich Reizborsten darstellen.[1])

1) Vgl. *134*, p. 69—70.

Auffallend dicke Schichten des nämlichen Fettgewebes finden sich auch unterhalb der Basalgruben der Flügeldecken von *Sympolemon* und, in geringerm Umfange, auch unterhalb der Halsschildfurchen, weshalb ich glaube, dass auch der Vorderkörper an der Exsudatfunction betheiligt ist (ähnlich wie bei *Lomechusa*).

Die Dicke des Hinterleibes von *Sympolemon* erreicht nur einen mässigen Grad, so dass man von Physogastrie noch kaum reden kann. In wie weit sie bei den etwas dickern ♀♀ auf der Grösse der Eier beruht (wie bei *Ecitogaster*), kann ich nicht entscheiden, da das von mir zu einer Schnittserie verwandte Exemplar ein ♂ war.

Sehr überraschend ist die ungemein mächtige Entwicklung des quergestreiften Muskelsystems im Hinterleibe von *Sympolemon anommatis*. Noch nie habe ich bei einem Insect so zahlreiche und so mächtig entwickelte Muskelbänder im Hinterleibe gesehen wie hier. Lateralwärts füllen sie fast das ganze Hinterleibslumen aus, und medianwärts lassen sie nur einen schmalen Centralraum für die übrigen Gewebe frei. Die stark chitinisirten Ränder der einzelnen Hinterleibssegmente sind sowohl auf der dorsalen wie auf der ventralen Seite nicht bloss über einander geschoben, so dass der Apicalrand des vorhergehenden Segments den Basalrand des folgenden weit überragt, sondern die Basalränder der einzelnen Segmente sind als bogenförmige Chitinspangen weit in das Hinterleibslumen hineingebogen, und an ihnen inseriren sich beiderseits mächtige quergestreifte Muskelbündel. Das Photogramm Taf. 32, Fig. 11 c wird dies erläutern.

Es zeigt einen an der Grenze der Medial- und Lateralregion des Hinterleibes gelegenen Sagittalschnitt.

Welches ist wohl die biologische Bedeutung dieser auffallend mächtigen Entwicklung des Muskelsystems im Hinterleibe von *Sympolemon*? Sie ermöglicht sein „pfeilschnelles Dahinschiessen", welches P. Kohl beobachtet hat und welches in Anbetracht der rudimentären, mit Haftbaaren besetzten Tarsen so räthselhaft erscheint. Indem der Käfer seinen Hinterleib beim Laufen rasch auf und ab bewegt und dabei mit der ausgedehnten Spitze desselben auf den Boden schlägt, wird er durch die Muskelbänder seines Hinterleibes wie durch Springfedern empor und vorwärts geschnellt. Seine pfeilschnellen Bewegungen, durch die er, wie

P. Kohl berichtet,[1]) über seine Wirthe gleichsam dahinfliegt, sind somit vielmehr ein Springen als ein Laufen zu nennen. Ich zweifle nicht daran, dass weitere Beobachtungen diese auf Grund der mikroskopischen Befunde gewonnene Ansicht noch näher bestätigen werden.

Tabelle der *Sympolemon*-Arten.

1 Grosse Art, 6.5—7 mm lang, dunkel rothbraun mit hellerer Unterseite; sehr schlank, mit deutlich verdicktem Hinterleib. Die langen Fühler dünn spindelförmig, mit sehr eng an einander geschlossenen Gliedern, das 3. Glied das längste von allen, die folgenden sämmtlich mindestens doppelt so lang wie breit. Kopf, Halsschild und Flügeldecken fettglänzend, fein punktirt. Kopf länger als breit; Halsschild so lang wie breit, mit zwei sehr tiefen Längsfurchen. Flügeldecken mit 2 Basalgruben und einer tiefen Nahtfurche, der Seitenrand ungekielt. Hinterleib länger als der Vorderkörper, durch dichte, rauhe Punktirung matt, aber durch die gelbe Behaarung goldschimmernd; Beine sehr schlank. Bei *Anomma wilverthi* Em. Unterer und oberer Congo:
Symp. anommatis Wasm. (Taf. 31, Fig. 11, a—b; Taf. 32, Fig. 11, c).

2 Kleine Art, 2.2 mm lang, schwarzbraun, mit braunem Hinterleib, Fühlern und Beinen; mässig schlank, mit kaum verdicktem Hinterleib. Die Fühler lang, aber weniger geschlossen, das 3. Glied nicht verlängert, Glied 3—10 nur wenig länger als breit, bloss das 11. sehr schlank. Kopf, Halsschild und Flügeldecken fast matt durch sehr dichte und grobe Punktirung, überdies mit feinen Körnchen weitläufig besetzt. Kopf breiter als lang; Halsschild doppelt so breit wie lang, mit drei mässig tiefen Längsfurchen. Flügeldecken ohne Basalgruben und ohne Nahtfurche, aber mit deutlich erhaben gekieltem Seitenrand. Hinterleib ziemlich dicht punktirt, aber glänzend, gelb beborstet und, besonders oben, nur mit spärlicher gelber Pubescenz. Beine mässig schlank. Bei *Anomma wilverthi* Em. Oberer Congo, St. Gabriel bei Stanleyville, P. Kohl!: *Symp. tiro n. sp.* (Taf. 32, Fig. 12).

1) Vgl. II. Theil dieser Arbeit, No. 2.

13. *Anommatophilus n. g. Pygosteninorum.*

(Taf. 32, Fig. 13.)

Corporis forma valde elongata, subcylindrica, postice acuminata. Antennae validae, longae, art. 1° excavato, ceteris inter se approximatis, clavam longam apice acuminatam formantibus. Caput normale, ovatum, convexum, fronte inter antennarum insertiones paullo producta, ore libero. Oculi magni, sed haud prominentes. Oris partes Pygosteno similes: Mandibulae simplices. Maxillarum mala exterior apice barbata, paullo longior interiore, intus setosa. Palpi maxillares 4-articulati, longi et graciles, art. 3° longissimo, 4° brevi, subulato. Ligula brevis, biloba, latera ejus cum paraglossis connata: paraglossae amplae, rotundatae. Palpi labiales 3-articulati, breves et crassi, art. 3° triangulari, extus setis albis apice truncatis ornato.[1]*)*

Prothorax transversoquadratus, subconvexus. Elytra thorace latiora, convexa. Abdomen elongato-conicum, marginatum praeter duo segmenta ultima dorsalia, penultimo (6°) dorsali elongato; post basim paullo inflatum, segmentis tribus paenultimis dorsalibus erecte nigrosetosis, apice ipso setis crassis nigris circumcincto. Pedes ut in Pygosteno, sed graciliores, antici 4-, medii et postici 5-articulati, horum art. 1° elongato. Tarsi antici et medii subtus pilis albis membranaceis (weisse, fast trichterförmige Hafthaare*) ornati.*

Durch das tönnchenförmige erste Fühlerglied und die allerdings sehr schlanken, aber spindelförmig geschlossenen Fühler sowie durch die Bildung der Mundtheile, den verlängerten vorletzten Hinterleibsring, den schwarzen Borstenkranz der Hinterleibsspitze etc. zu den *Pygostenini* Fauvel's gehörig, im Habitus jedoch an eine sehr schlanke, gewölbte *Myrmedonia* mit zugespitztem Hinterleib erinnernd. Ueberhaupt scheint diese Gattung die *Pygostenini* mit den *Aleocharini* zu verbinden. Von ihr zweigt sich einerseits der Trutztypus der echten *Pygostenini* ab durch Verbreiterung und Verflachung der Körperform und Verkürzung der Fühler, während sie andrerseits zum Symphilentypus von *Sympolemon* überleitet durch Umbildung der Unterlippe, Verlängerung der Fühler, Entwicklung von Längsgruben des Halsschildes und von gelben Exsudattrichomen des Hinterleibes.

Die Mundtheile von *Anommatophilus* unterscheiden sich von *Pygostenus* hauptsächlich durch die stark gerundeten Nebenzungen

1) Aehnlich wie bei *Pygostenus*. Vgl. Taf. 32, Fig. 18.

und die kürzeren Lippentaster, in beiden Punkten an *Sympolemon* sich nähernd. Die weissen Hafthaare der Vorder- und Mitteltarsen sind namentlich an den letztern viel stärker entwickelt als bei *Pygostenus*, wo die Mitteltarsen nur Spuren derselben zeigen. Im Uebrigen sind die Tarsen wie bei *Pygostenus* normal gebildet, noch schlanker als bei letzterm und völlig verschieden von den rudimentären, dicht befiederten Tarsen von *Sympolemon*.

Anommatophilus kohli n. sp.

(Taf. 32 Fig. 13.)

Rufobrunneus, opacus, capite elytrisque brunneis, totus dense subtiliterque granulosus. Prothorax capitis latitudine, longitudine paullo latior, prope angulos anticos paullo dilatatus. Long. 3,5 mm.

Zur Unterscheidung dieser Art von den beiden andern des Kohl'schen Materials — alle 3 von St. Gabriel bei Stanleyville — diene die folgende

Uebersicht der *Anommatophilus*-Arten:

1 Grössere Art (3,5 mm), Fühler länger, bis zur Flügeldeckenspitze reichend, zweites Glied reichlich doppelt so lang wie breit, gegen die Basis verengt. Halsschild nach vorn schwach erweitert. Färbung rothbraun, mit schwärzlichem Kopf und Flügeldecken. Bei *Anomma wilverthi* Em.: *A. kohli n. sp.* (Taf. 32, Fig. 13).

1¹ Kleinere Arten (2,5 mm), Fühler kürzer und gedrungener, nur die Flügeldeckenmitte erreichend, zweites Glied nur um die Hälfte länger als breit, gegen die Basis nicht verengt. Halsschild nach vorn nicht erweitert 2

2 Breitere Art, Halsschild um die Hälfte breiter als lang; Färbung rothbraun, mit schwärzlichem Kopf und Flügeldecken. Bei *Anomma wilverthi* Em.: *A. minor n. sp.*

2¹ Sehr schmale und schlanke Art. Halsschild wenig breiter als lang; Färbung schmutzig röthlich gelbbraun mit bräunlichem Kopf und Flügeldecken. Bei *Anomma burmeisteri var. rubella* Sav.: *A. tenellus n. sp.*

14. Genus *Pygostenus* Kr.

(in: Berl. entomol. Ztschr. 1858, p. 362.)

(Vgl. hierzu Taf. 32, Fig. 17 und 18.)

P. Kohl fand bei St. Gabriel, Stanleyville, eine ansehnliche Menge von Arten dieser Gattung, welche grössten Theils bei *Anomma*

wilverthi Em. leben. Nur eine (*Pyg. bicolor n. sp.*) wurde von ihm bei *A. burmeisteri* Shuck. *var. rubella* Sav., und eine bei *Dorylus* (*Anomma*) *kohli n. sp.*[1]) entdeckt. Die *Pygostenus* sind Gäste des Trutztypus, welche den *Xenocephalus* unter den *Eciton*-Gästen der neotropischen Region entsprechen. Ihr Trutztypus ist jedoch minder vollkommen als bei letzterer Gattung, auch minder vollkommen als bei den afrikanischen *Pygostenini* aus den Gattungen *Doryloxenus*, *Mimocete* und *Anommatoxenus*. Die *Pygostenus* laufen nach den Beobachtungen von P. Kohl in den Zügen ihrer Wirthe mit[2]); sie haben jedoch an den Vordertarsen Hafthaare, welche darauf hindeuten, dass sie manchmal auch auf ihre Wirthe oder auf deren Brut hinaufklettern. Ihrer Ernährungsweise nach sind sie wahrscheinlich Raubthiere, die von den durch ihre Wirthe getödteten Beutethieren zehren: vielleicht sind sie überdies auch Brutparasiten im weitern Sinne.

Von den durch P. Kohl entdeckten Arten der Gattung *Pygostenus* haben die bei *Anomma wilverthi* und *burmeisteri* lebenden sehr grosse facettenreiche Netzaugen, welche fast die ganzen freien Kopfseiten einnehmen.[3]) Dagegen hat *Pyg. pusillus n. sp.*, der bei *Dorylus* (*Anomma*) *kohli n. sp.* von ihm gefunden wurde, kleinere Netzaugen, die nur die Hälfte der Kopfseiten einnehmen. Da die letztere Ameisenart nach P. Kohl's Beobachtungen — im Gegensatz zu den vorher erwähnten beiden *Anomma* — gewöhnlich unterirdisch wandert, ist die geringe Grösse der Augen des betreffenden *Pygostenus* erklärlich. Auch die in der Capcolonie bei dem unterirdisch lebenden *Dorylus helvolus* L. schon früher entdeckten Arten, *Pygostenus raffrayi* Wasm. (Wasm. *71*) und *rufus* Raffr. (Raffray *1*) haben kleinere Augen.

Hieraus ergeben sich meines Erachtens auch einige biologische Anhaltspunkte für die noch unbekannten Wirthe der übrigen bisher beschriebenen *Pygostenus*-Arten[4]: *P. kraatzi* Fauv. (Kamerun), *carinellus* Kr. (Goldküste), *eppelsheimi* Kr. (Togo) und *gabonensis* Fauv. leben wahrscheinlich bei oberirdischen *Anomma*, nach der Grösse ihrer Augen zu urtheilen; *P. microcerus* Kr. und *punctatus* Fauv.,

1) Beschreibung der Ameise im III. Theile dieser Arbeit, No. 1.

2) Vgl. die im II. Theil dieser Arbeit, No. 2, mitgetheilten Beobachtungen von P. Kohl.

3) Dasselbe gilt auch für den am untern Congo bei *Anomma burmeisteri* lebenden *Pyg. lujae n. sp.*

4) Vgl. dieselben bei Raffray et Fauvel *1*, p. 16 ff.

die nur kleine Augen besitzen, leben vermuthlich bei unterirdischen *Dorylus*. *Pygostenus* (*Typhloponemys*) *hypogaeus* Rey, der bei dem unterirdischen *Dorylus* (*Typhlopone*) *juvenculus* Shuck. (*oraniensis* Luc.) in Syrien entdeckt wurde, ist ein aberranter nordischer Ausläufer der Gattung *Pygostenus*; seine Augen sind mittelmässig gross, vom Vorderrande des Halsschildes entfernt, während die grossen Augen der anommatophilen *Pygostenus* bis zum Vorderrande des Halsschildes reichen.

Zur Gattungscharakteristik von *Pygostenus* sei hier noch Folgendes bemerkt. Die Mundtheile, die ich von mehreren Arten (*Pyg. kohli, fauveli, laevicollis*) mikroskopisch präparirte, stimmen ziemlich gut überein mit der von Raffray (Raffray et Fauvel *1*, p. 16 u. tab. 1, fig. 11—13) gegebenen Beschreibung und Abbildung der Mundtheile von *P. raffrayi* Wasm. Jedoch sind die Kiefertaster und Unterkiefer meist schlanker und länger als in Raffray's fig. 11. Auch ist die Zunge bei geeigneter Präparation der Unterlippe deutlicher von den Nebenzungen zu unterscheiden als in Raffray's fig. 12, obwohl sie seitlich mit den letztern verwachsen ist; sie ist kurz und schmal zweilappig. Das Endglied der Lippentaster (vgl. Taf. 32 Fig. 18) ist von auffallend dreieckiger Gestalt, an *Xenocephalus* (den Vertreter des Trutztypus der *Eciton*-Gäste Amerikas) erinnernd; die Aussenseite desselben ist dicht besetzt mit zahlreichen, schmal cylindrischen, an der Spitze abgestutzten, weisslichen Sinneshaaren (*s*), welche von den viel längern, gelblichen (stärker chitinisirten), zugespitzten Tastborsten (*th*) sich sofort unterscheiden. Sie werden innervirt von dem untern Zweige (n^2) des beim Eintritt in das 3. Tasterglied sich theilenden Nervenstammes (*n*), während der obere Zweig (n^1) desselben die Tasterspitze innervirt. Diese weissen Sinneshaare entsprechen den kegelförmigen Papillen auf der Aussenseite des Endgliedes der Lippentaster von *Xenocephalus*[1]); vermuthlich sind sie, da sie nicht an der Innenseite oder an der Spitze, sondern an der Aussenseite des Tasterendgliedes liegen, als Geruchshaare zu deuten.

Die Vorderfüsse von *Pygostenus* sind 4gliedrig, mit einem rudimentären (5.) Basalglied; die Mittel- und Hinterfüsse 5gliedrig; an letztern ist das erste Glied verlängert, so lang wie die beiden folgenden Glieder zusammen. Die Vordertarsen sind innen mit weissen, membranösen, lang trichterförmigen Haft haaren besetzt,

1) Vgl. Wasmann *114*, p. 242 u. tab. 13 u. 14, fig. 8—13.

die sich mit Hämatoxylin schwach blau färben (während die chitinösen Tastborsten ungefärbt bleiben); an den Mittelfüssen sind nur einige wenige weisse Hafthaare zwischen den chitinösen Borsten sichtbar; an den Hinterfüssen fehlen sie vollständig.

Statt einer langen Beschreibung der einzelnen neuen Arten von *Pygostenus*, welche mir vorliegen, gebe ich im Folgenden eine dichotomische Uebersicht derselben. Als gemeinschaftliche Merkmale seien nur folgende kurz erwähnt:

Körperform ziemlich breit keilförmig, Vorderkörper oben flach gewölbt. Hinterleib dicht reibeisenartig punktirt und dicht quer gestrichelt mit Querreihen von zahlreichen niederliegenden gelben Borsten und mit mehr oder minder entwickelten Querreihen abstehender schwarzer Borsten. Hinterleibsspitze mit einem Kranze schwarzer stachelartiger Borsten, der meist stark entwickelt ist und nur bei einer Art (*Pyg. pusillus*) rudimentär erscheint.

Tabelle der *Pygostenus*-Arten bei den Treiberameisen vom belgischen Congo.[1])

1 Halsschild nach vorn verengt, am Vorderrande stets schmaler als am Hinterrande, mit gleichmässig gewölbter Scheibe. Augen gross, den ganzen freien Seitenrand des Kopfes einnehmend. Körpergrösse über 2 mm. Leben bei oberirdisch wandernden *Anomma* sensu stricto 2

1[1] Halsschild vorn ebenso breit wie am Hinterrand, quer rechteckig mit gerundeten Seiten und flachgedrückter Scheibe. Augen mässig gross, vom Hinterrande des Kopfes um ihren Durchmesser entfernt. Sehr kleine Art (1,8 mm). Rostroth mit braunen Flügeldecken und Kopf, oft auch Thorax und Fühler bräunlich. Fühler etwas länger als Kopf und Halsschild, Glied 4—8 mässig quer. Vorderkörper fein und dicht runzlig punktirt, schwach fettglänzend, fast unbehaart; Hinterleib mit deutlich nadelrissiger Sculptur, schwach beborstet, der schwarze Borstenkranz der Hinterleibsspitze rudimentär. Flügeldecken wenig länger als das Halsschild, an der Spitze kaum ausgerandet. — Lebt bei dem gewöhnlich unterirdisch wandernden *Dorylus (Anomma) kohli n. sp.*[2]):

Pyg. pusillus n. sp.[3])

1) Mit Ausnahme von *Pygostenus lujae* stammt das ganze Material von P. Kohl aus St. Gabriel bei Stanleyville am obern Congo.

2) Beschreibung der Ameise im III. Theil dieser Arbeit, No. 1.

3) Gehört zur Gruppe von *Pygosten. raffrayi* Wasm. und *rufus* Raffr.

2 Kopf, Halsschild und Flügeldecken glänzend, mehr oder weniger deutlich punktirt und behaart 3

2¹ Kopf, Halsschild und Flügeldecken matt durch äusserst feine und dichte Chagrinirung, ohne sichtbare Punktirung und Behaarung 10

3 Die drei ersten freien Dorsalsegmente des Hinterleibes nur mit einer niederliegenden gelben Borstenreihe, ohne aufrechte schwarze Borsten. Halsschild und Flügeldecken scheinbar kahl, wie polirt, erst bei starker Vergrösserung mit sehr feinen und spärlichen gelben Härchen besetzt 4

3¹ Sämmtliche freie Dorsalsegmente des Hinterleibes ausser der niederliegenden gelben Borstenreihe noch mit einer aufrechten schwarzen Borstenreihe [1]) 5

4 Seiten des Halsschildes fast geradlinig und nur schwach verengt, erst unmittelbar an den Vorderecken stumpf gerundet. Hellrothgelb mit braunem Kopf und Flügeldecken. 3—3,2 mm. Bei *Anomma burmeisteri* Shuck. *Var. rubella* Say.:

Pyg. bicolor n. sp.

4¹ Seiten des Halsschildes nach vorn allmählich gerundet verengt. Dunkler gelbroth mit braunem Kopf und schwärzlichen Flügeldecken. 4—5 mm. Bei *Anomma wilverthi* Em.:

Pyg. laevicollis n. sp. (Taf. 32, Fig. 18, Lippentaster).

5 Die 3 ersten freiliegenden Dorsalsegmente des Hinterleibes mit einer Querreihe von nur 4 schwarzen Borsten. Behaarung von Halsschild und Flügeldecken schwach entwickelt oder fehlend 6

5¹ Die 3 ersten freiliegenden Dorsalsegmente des Hinterleibs mit einer Querreihe von mindestens 6 schwarzen Borsten. Behaarung von Halsschild und Flügeldecken stark entwickelt, stets eine doppelte, eine feine gelbe anliegende Grundbehaarung und eine abstehende schwarze Beborstung 8

6 Halsschild und Flügeldecken ohne feine Grundpunktirung.

---

mit nur mässig grossen Augen. Mit *rufus* Raffr. (*l*, p. 351) zunächst verwandt, von ihm verschieden durch die längern Fühler, die feine und dichte Punktirung des nur matt glänzenden Vorderkörpers und die stets braunen oder schwarzbraunen Flügeldecken, die am Hinterrande fast gar nicht ausgeschnitten sind.

1) Bei abgeriebenen Exemplaren sind diese schwarzen Borsten häufig an der Basis abgebrochen; die Borstenbasis bleibt jedoch auch dann noch unter der Lupe erkennbar.

dagegen sehr deutlich zerstreut punktirt, in den Punkten ein sehr kurzes gelbes Börstchen. Halsschild $2^1/_2$ mal so breit wie lang, nach vorn ziemlich stark verengt. Glänzend röthlich gelbbraun. 3—5 mm. Bei *A. wilverthi* Em.:

Pyg. fauveli n. sp.

6¹ Wenigstens die Flügeldecken dicht und fein punktirt, ohne gelbe Börstchen 7

7 Halsschild mit doppelter Punktirung, einer feinen, dichten Grundpunktirung und Längsreihen grösserer Punkte. Flügeldecken an der Naht etwas länger als das Halsschild. Halsschild fast 3 mal so breit wie lang, nach vorn wenig verschmälert. Fühler lang und kräftig, gegen die Spitze kaum verengt. Glänzend dunkelkastanienbraun. 6,5 mm. Bei *A. wilverthi* Em.: *Pyg. splendidus n. sp.* (Taf. 32, Fig. 17)[1])

7¹ Halsschild mit einfacher, feiner und zerstreuter Punktirung, nach vorn stärker verschmälert, nur 2 mal so breit wie lang. Flügeldecken an der Naht etwas kürzer als das Halsschild. Fühler kräftig, gegen die Spitze stark verengt, die Flügeldeckenmitte erreichend. Glänzend dunkelbraun. 5,5 mm. Bei *A. burmeisteri* Shuck., Sankuru, District Lualaba Kassai (unterer Congo), E. Luja!: *Pyg. lujae n. sp.*[2])

8 Die abstehenden schwarzen Börstchen auf Halsschild und Flügeldecken kurz und fein, gerade; die anliegende Behaarung besonders auf den Flügeldecken sehr dicht. Körper kurz und breit, stark gewölbt, hinten stark zugespitzt. Färbung gelbbraun mit braunen Flügeldecken bis ganz röthlich pechbraun. 2—3,8 mm. Bei *A. wilverthi* Em.: *Pyg. pubescens n. sp.*

8¹ Die abstehenden schwarzen Börstchen auf Halsschild und Flügeldecken länger und dicker, schwach hakenförmig nach hinten gekrümmt; die anliegende Behaarung auch auf den Flügeldecken weniger dicht 9

9 Kleinere Art (3—3,8 mm). Flügeldecken nur sehr fein und

1) Von *Pyg. kraatzi* Fauv. aus Kamerun (Raffray et Fauvel *l*, p. 18), der mir ebenfalls vorliegt, verschieden durch den Mangel von Punktreihen auf den Flügeldecken, durch die Querreihen schwarzer Borsten auch auf den ersten Dorsalsegmenten des Hinterleibes und endlich durch die viel längern Fühler. (Bei *P. kraatzi* haben die Flügeldecken ausser der feinen dichten Grundpunktirung noch sehr deutliche Längsreihen grösserer Punkte.)

2) Vgl. Anm. 1.

undeutlich punktirt. Fühlerglied 2—9 nur so lang wie breit oder schwach quer. Röthlich gelbbraun mit bräunlichen Flügeldecken. Bei *A. wilverthi* Em.: *Pyg. setulosus n. sp.*

9¹ Grössere Art (5—6 mm). Flügeldecken dicht und ziemlich fein aber deutlich punktirt. Fühlerglied 2—9. deutlich länger als breit. Röthlich gelbbraun, oft mit bräunlichen Flügeldecken. (Selten ganz pechbraun, Flügeldecken gröber punktirt: *Var. picea.*) Bei *A. wilverthi* Em.: *Pyg. kohli n. sp.*

10 Fühler sehr schlank, die Spitze der Flügeldecken erreichend. Glied 2—10 doppelt so lang wie breit. Halsschild nur doppelt so breit wie lang. Schmutzig gelbbraun, mit dunklern Flügeldecken und bräunlichem Kopf. 4,5 mm. Bei *A. wilverthi* Em.: *Pyg. longicornis n. sp.*

10¹ Fühler kürzer und dicker, nur die Mitte der Flügeldecken erreichend; Glied 2—10 kaum länger als breit. Halsschild 2½ mal so breit wie lang. Rothbraun mit schwarzen Flügeldecken. 3—5 mm. Bei *A. wilverthi* Em.: *Pyg. alutaceus n. sp.*

15. Genus ***Doryloxenus*** Wasm. (*80*; *114*, p. 263).

(= *Mimocete* Fauv.? Raffray et Fauvel *1*, p. 7.)

(Taf. 32, Fig. 14 u. 15.)

Die meist kleinen oder sehr kleinen Arten dieser Gattung sind durch ihre gewölbte, hinten lang zugespitzte, einem geschwänzten Samenkorn gleichende Gestalt, die kurzen hornförmigen Fühler, das versteckte Schildchen und durch die Verkümmerung ihrer Tarsen ausgezeichnet, welche zwei gerade oder etwas gekrümmte Stacheln und eine Anzahl weisser trichterförmiger Hafthaare tragen. Die Hinterleibsspitze ist mit einem dichten Kranze schwarzer Stachelborsten versehen.

Ob die Gattung *Mimocete* Fauv. sich von *Doryloxenus* generisch trennen lässt, ist mir seit den letzten diesbezüglichen Mittheilungen (*114*, p. 263) zweifelhafter geworden. Eine der mir vorliegenden ostindischen *Doryloxenus*-Arten (*D. transfuga n. sp.*) ist mit *Mimocete phoca* Fauv. (Raffray et Fauvel *1*, p. 10) ausserordentlich ähnlich, hat aber ein viel breiteres Halsschild, und der Hinterleib ist nur in der Basalhälfte gerandet, die beiden letzten Segmente, welche den längern apicalen Theil bilden, sind völlig ungerandet, was mit *Mimocete* allerdings nicht übereinstimmt. Bei einer der afrikanischen, von P. Kohl entdeckten Arten (*Doryloxenus eques n. sp.*) ist der

Hinterleib ebenfalls, wie bei allen *Doryloxenus*, nur bis zur Basis des vorletzten Segments gerandet, der Rand ist aber, wie auch bei *Doryloxenus transfuga*, auffallend deutlich gewulstet und daher an *Mimocete* erinnernd. Auch sind die beiden Endstacheln des Tarsus von *D. eques* schwach gekrümmt und haben daher eine gewisse Aehnlichkeit mit Klauen, wie Fauvel sie *Mimocete* zuschreibt. Immerhin kann man auch diese Art nicht von *Doryloxenus* trennen und zu *Mimocete* stellen, zumal das Halsschild viel breiter ist als bei den Arten der letztern Gattung. Es muss daher künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben, ob *Mimocete* sich wirklich von *Doryloxenus* generisch trennen lässt oder nicht.

Dass die *Doryloxenus* als Reiter auf ihren Wirthen oder auf deren Brut sich festklammern, wird schon durch die gänzlich rudimentären, mit Stacheln und Hafthaaren besetzten Tarsen wahrscheinlich gemacht (vgl. die Abbildungen zu *Dorylox. lujae* bei Wasmann *114*, tab. 14, fig. 19 c und d). Immerhin schrieb mir Dr. Brauns, dass er den *Doryloxenus cornutus* Wasm. unter einem Steine bei *Dorylus helvolus* L. habe umherlaufen sehen (Port Elizabeth, Capcolonie). Der gewöhnliche Aufenthalt dieser Thiere dürfte jedoch trotzdem auf den Wirthsameisen oder auf deren Brut sein.

Dies wird auch durch die Beobachtungen von P. Kohl über *Doryloxenus eques n. sp.*, welche unten (II. Theil, No. 4) folgen, eingehend bestätigt. Ferner bemerkt P. Kohl in den seiner Sendung beigefügten Notizen zu einer andern sehr kleinen Art derselben Gattung, die ich als *Dorylox. kohli* beschreiben werde: „Diese winzig kleine Staphylinide fand ich reitend auf einer *Anomma*-Ameise im September 1901.“ Dass auch *Dorylox. lujae* Wasm. auf Ameisen reitend gefangen wurde, ist sehr wahrscheinlich, da Luja nur die Ameisen des betreffenden Zuges klumpenweise in ein grosses Fangglas mit Spiritus geworfen hatte. Dasselbe gilt auch für den von Luja am Zambesi entdeckten *Dorylox. annulatus n. sp.*, der mit einer Armee von *Anomma burmeisteri* Shuck. *var. molesta* Gerst., die gerade einen Bach überschritt, erbeutet wurde.

Die *Doryloxenus*-Arten sind die Zwerge unter den *Pygostenini*, welche den hauptsächlichen Trutztypus der dorylophilen Staphyliniden der alten Welt darstellen. Die bisher aus Afrika bekannten *Doryloxenus* sind ausschliesslich Dorylinengäste. Eine lebt bei der unterirdisch ziehenden Wanderameise *Dorylus helvolus* L. in der Capcolonie, fünf, unter denen vier neue, begleiten als Reiter die oberirdisch ziehenden Treiberameisen der Untergattung *Anomma*; zwei

dieser Arten leben bei *Anomma burmeisteri*, die andern drei bei *A. wilverthi* Em. (vgl. die unten folgende Bestimmungstabelle). Ihrem Nahrungserwerbe nach sind die *Doryloxenus* wahrscheinlich Brutparasiten ihrer Wirthe.

Unter den Anpassungscharakteren von *Doryloxenus* weisen namentlich die völlig verkümmerten, zu Haftorganen umgewandelten Tarsen auf ihre Lebensweise als berittene Begleiter von Wanderameisen hin, und in der That entsprechen auch die biologischen Daten über die afrikanischen Arten vollkommen dieser Voraussetzung. Um so überraschender ist die Thatsache, dass es in Ostindien zwei **termitophile** *Doryloxenus* giebt, die als gesetzmässige Gäste in den Bauten von *Termes obesus* Ramb. und *subsp. wallonensis* Wasm. im Bombay- und Ahmednagar-District leben.[1]) Ihre Anpassungscharaktere sind noch dieselben wie bei den dorylophilen Arten aus Afrika; ja sogar die zu Haftorganen umgewandelten rudimentären Tarsen, die ich an mikroskopischen Präparaten verglich, gleichen vollständig denjenigen des *Doryloxenus lujae*, obwohl sie für die sesshafte Lebensweise eines Termitengastes unmöglich erworben sein können. Nur in einigen wenigen Punkten weichen die ostindischen termitophilen Arten von den afrikanischen dorylophilen ab: die Fühler sind erheblich verlängert, die Oberfläche des Körpers ist glatt und unbehaart, und der Vordertheil des Kopfes ist breit eingedrückt und stark niedergebogen, als ob der Kopf im Begriff stehe, seine Lage zu verändern und auf die Unterseite des Halsschildes hinabzuwandern.

An diese termitophilen ostindischen *Doryloxenus* schliesst sich nun eine neue, in denselben Termitennestern des Bombay- und Ahmednagar-Districtes von meinen geschätzten Correspondenten P. J. B. Heim und J. Assmuth S. J. entdeckte Gattung von termitophilen Staphyliniden an, die in zwei Arten vorliegt und die ich als *Discoxenus n. g.* beschreiben werde (am Schluss der Tabelle der *Doryloxenus*-Arten). Die Körperform und die Fühlerbildung ist noch sehr ähnlich *Doryloxenus*, aber der Vorderkörper ist scheibenförmig verbreitert und flacher, und die Fühler sind länger; der Kopf aber ist bereits vollständig auf die Unterseite des Halsschildes hinabgerückt, von oben nicht mehr sichtbar. Diese sonderbare, in ihrem Habitus an eine *Lepisma* erinnernde Gattung, die auf der polirten Oberseite mit abstehenden Borsten besetzt ist, wie dies bei vielen

1) Vgl. die folgende Tabelle der Arten.

termitophilen Staphylinidengattungen des Trutztypus in der alten und der neuen Welt der Fall ist, steht in der Mitte zwischen *Doryloxenus* und dem ostindischen *Termitodiscus*, der als vollendeter Vertreter des Trutztypus der termitophilen Staphyliniden in denselben Termitennestern von P. Heim und Assmuth zahlreich gefunden wurde. Letzterer ist bereits vollkommener scheibenförmig, indem auch der Hinterleib verkürzt und verflacht ist und die gleichfalls verkürzten und verflachten Fühler fast ganz auf der Unterseite verborgen sind. Die Tarsen von *Discoxenus* sind wieder normal, viergliedrig wie bei *Termitodiscus*, und die Form der Unterlippe hält ungefähr die Mitte zwischen *Doryloxenus* und *Termitodiscus* ein.

Wie sollen wir diese biologisch-morphologischen Thatsachen befriedigend erklären? Wie bereits in der Einleitung (S. 614) dargelegt wurde, können wir schwerlich umhin, anzunehmen, dass die ostindischen termitophilen *Doryloxenus* von dorylophilen Arten derselben Gattung abstammen, die einst als Begleiter von räuberischen Wanderameisen in die Termitennester gekommen waren, dort zurückblieben und sich zu Termitengästen des Trutztypus umwandelten. Bei den beiden termitophilen *Doryloxenus* ist dieser neue Anpassungsprocess noch kaum eingeleitet, bei den beiden *Discoxenus*-Arten ist er ungefähr in der Mitte angelangt, bei *Termitodiscus* endlich ist er bereits vollendet. Trotz des hypothetischen Charakters dieser Erklärung und trotz der Schwierigkeiten, die man im Einzelnen erheben könnte gegen einen derartigen Umwandlungsprocess, scheint mir doch, dass wir nur auf Grund dieser Annahme ein wirkliches Verständniss der vorliegenden biologischen und morphologischen Thatsachen erhalten. Ich trage daher auch kein Bedenken, den einen der neuen termitophilen *Doryloxenus* Ostindiens als „Ueberläufer" (*transfuga*) specifisch zu benennen.

Tabelle der mir bekannten *Doryloxenus*-Arten.

1 Der frei vorragende Theil der Fühler nicht oder kaum länger als der Kopf. Stirn vorn nicht niedergedrückt, höchstens mit einem schwachen Längseindruck. Hinterleib stets mehr oder minder dicht punktirt (oder gestrichelt) und beborstet 2

1' Der frei vorragende Theil der Fühler doppelt so lang wie der Kopf. Stirn vorn niedergedrückt und breit eingedrückt. Die ganze Oberfläche des Körpers spiegelblank, unpunktirt und unbehaart, nur der Hinterleib mit langen schwarzen Seitenborsten und Apicalborsten 7

2 Erstes freiliegendes Dorsalsegment des Hinterleibes normal, flach, von derselben Sculptur und Behaarung wie die folgenden Segmente 3

2¹ Erstes freies Dorsalsegment des Hinterleibes zu einem breiten, glänzenden, gewölbten, fast halbringförmigen Querwulst aufgetrieben, unpunktirt und unbehaart. Schildchen klein, aber sichtbar.[1]) Körperform sehr schlank. Fühler sehr dick kegelförmig, an der Basis fast so breit wie der halbe Kopf, von der Länge des Kopfes. Stirn ohne Eindruck. Halsschild um die Hälfte breiter als lang. Flügeldecken an der Naht etwas mehr als halb so lang wie das Halsschild. Hinterleib schmal, bis zur Basis des vorletzten Segments deutlich gerandet. Kopf, Halsschild und Flügeldecken glänzend, bei starker Vergrösserung mit sehr feiner Grundsculptur und mit feinen zerstreuten Punkten. Hinterleib mit Ausnahme des ersten Dorsalsegments dicht und rauh punktirt und dicht gelb beborstet, matt. Rothbraun, mit etwas hellerm Hinterleib. Long. 2 mm, lat. 0,6 mm. Auf *Anomma burmeisteri* Shuck. *Var. molesta* Gerst., Morumballe, Zambesi, E. Luja! 1901: *Dorylox. annulatus n. sp.*

3 Körpergestalt schmal und schlank, das Halsschild nur um die Hälfte breiter als lang; Flügeldecken an der Naht nur um $^1/_3$ kürzer als das Halsschild. Stirn vorn schwach eingedrückt. Dunkel braun, die apicale Hälfte des Hinterleibes gelblich, manchmal Kopf und Halsschild rothbraun. Kopf, Halsschild und Flügeldecken stark glänzend, unpunktirt und unbehaart; der Hinterleib dicht punktirt und gelb beborstet. Long. 1,8 mm, lat. 0,4 mm. Bei *Dorylus helvolus* L. Capcolonie (Dr. Brauns!): *Dorylox. cornutus* Wasm. (*80*)

3¹ Körpergehalt gedrungener, Halsschild wenigstens doppelt so breit wie lang, Flügeldecken an der Naht wenigstens um die Hälfte kürzer als das Halsschild 4

4 Vorderkörper glänzend, mit fast polirtem Grunde; auch der Hinterleib zwischen der Behaarung und Punktirung glänzend durchscheinend 5

4¹ Völlig matt, glanzlos. Kopf, Halsschild und Flügeldecken auf dem dicht und fein nadelrissigen Grunde deutlich zerstreut punktirt, jeder Punkt mit einem kurzen Börstchen. Hinterleib dicht und rauh reibeisenartig punktirt, an den Seiten lang gelb

1) Bei allen übrigen Arten der Gattung ist das Schildchen unsichtbar.

behaart. Stirn ohne Eindruck. Rothbraun, verhältnissmässig kurz und breit; Hinterleib bis zur Basis des 6. freien Dorsalsegments schmal, aber scharf gerandet. Halsschild mehr als doppelt so breit wie lang, die Flügeldecken an der Naht fast nur halb so lang wie das Halsschild. Long. 2,3 mm, lat. 1 mm. Auf *Anomma burmeisteri* Shuck. *Var. rubella* Sav., St. Gabriel bei Stanleyville (oberer Congo), P. Kohl! 1902:

Dorylox. eques n. sp. (Taf. 32, Fig. 14)

5 Mässig kleine Arten (über 1,5 mm), Halsschild und Flügeldecken bei starker Vergrösserung fein zerstreut punktirt: Stirn ohne Eindruck; Flügeldecken an der Naht mehr als halb so lang wie das Halsschild 6

5¹ Sehr kleine Art (0,9 mm lang, 0,35 mm breit). Kopf, Halsschild und Flügeldecken wie polirt, unpunktirt und unbehaart: Stirn vorn dreieckig eingedrückt: Flügeldecken an der Naht fast nur $^1/_3$ der Halsschildlänge messend. Hinterleib lang gelb behaart, spärlich punktirt, daher ebenfalls ziemlich stark glänzend. Braun, die Ränder von Kopf, Halsschild und Flügeldecken gelblich, Hinterleib gelbbraun. Auf *Anomma wilverthi* Em., St. Gabriel bei Stanleyville, P. Kohl!:

Dorylox. kohli n. sp. (Taf. 32, Fig. 15)

6 Kleiner (1,6 mm lang, 0,6 mm breit), Kopf, Halsschild und Flügeldecken mässig glänzend, bei starker Vergrösserung mit einer äusserst feinen Grundsculptur und mit zerstreuten feinen Punkten, die ein kaum sichtbares Börstchen tragen. Hinterleib schlank, relativ spärlich gelb beborstet. Rothbraun mit etwas dunklern Flügeldecken. Bei *Anomma wilverthi* Em., Kassai, unterer Congo, E. Luja!:

Dorylox. lujae Wasm. (*114*, p. 263, tab. 14, fig. 19 a—d)

6¹ Grösser (2 mm lang, 0,8 mm breit). Kopf, Halsschild und Flügeldecken stark glänzend, sehr deutlich mit borstentragenden Punkten besetzt, Hinterleib kürzer, sehr dicht und lang gelb behaart. Kastanienbraun, die Ränder des Halsschildes und der Hinterleib etwas heller. Bei *Anomma wilverthi* Em., St. Gabriel bei Stanleyville, P. Kohl!: *Dorylox. hirsutus n. sp.*

7 Grössere und namentlich breitere Art (2,4—2,5 mm lang, 1 mm breit), Vorderkörper sehr breit, stark gewölbt, Hinterleib plötzlich stark zugespitzt, in der Basalhälfte schmal aber scharf gerandet. Kopf nur $^1/_3$ von der Breite des Halsschildes, Augen von oben nicht sichtbar. Die spitz hornförmigen, gelb be-

haarten Fühler sehr dick, ihre Glieder bis gegen die Spitze stark quer. Halsschild reichlich doppelt so breit wie lang, mit stark gerundetem Seitenrand. Flügeldecken an der Naht um die Hälfte kürzer als das Halsschild. Heller oder dunkler röthlich gelbbraun. Aus Nestern von *Termes obesus* Ramb. *subsp. wallonensis* Wasm. (Wallon, Ahmednagar-District, Heim!) und *T. obesus i. sp.* (Khandala bei Bombay, Assmuth!):

Dorylox. transfuga n. sp.

7[1] Kleinere und namentlich schmalere Art (2,2—2,3 mm lang, 0,7 mm breit). Vorderkörper flach gewölbt, Hinterleib allmählich zugespitzt, in der Basalhälfte schwach gerandet. Kopf fast von der Hälfte der Halsschildbreite, Augen von oben sichtbar. Die spitz hornförmigen Fühler mässig dick. Halsschild kaum doppelt so breit wie lang, mit schwach gerundeten Seiten. Flügeldecken an der Naht um $^1/_3$ kürzer als das Halsschild. Rothgelb oder gelbbraun, mit bräunlichem Kopf und Flügeldecken. Aus vielen Nestern von *Termes obesus i. sp.* (Khandala bei Bombay, Assmuth!): *Dorylox. termitophilus n. sp.*

Im Anschluss an die beiden indischen *Doryloxenus*-Arten gebe ich hier noch die Diagnose der verwandten neuen Gattung:

Discoxenus n. g. (*Aleocharinorum?*)

Corporis forma inter genera Doryloxenus et Termitodiscus Wasm. intermedia, lepismae similis, antice dilatata et disciformis, postice conica, acuminata. Caput parvum, triangulare, sub thorace omnino occultum, antennis tamen longe prominentibus. Antennae 10-articulatae, crassae et fusiformes ut in Doryloxeno, sed thorace longiores, art. 1° parvo, haud excavato. Oculi magni. Prothorax peramplus, modice convexus, semicircularis, ante scutellum paullo emarginatus. Scutellum magnum, triangulare. Elytra thorace multo breviora. Abdomen conicum, marginatum, supra paullo convexum. Pedes breves, coxis anticis permagnis contiguis, mediis et posticis paullo distantibus. Femora laminata, compressa; tibiae angustae; tarsi normales, 4-articulati. Corpus nitidum, politum, supra totum longe setosum, setis in prothorace paucis et erectis, in elytris partim erectis, partim depressis; abdomine densius setoso, setis partim erectis, partim depressis. Setae erectae nigrae, depressae flavae.

Oris partes: Mandibulae breves, simplices. Maxillae breves, barbatae, exterior paullo longior interiore. Palpi maxillares validi, 5-

articulati; art. 3o magno, inflato, 4o conico, 5o brevi, cylindrico. Ligula lata, apice profunde emarginata; paraglossae magnae, rotundatae, cum ligula conjunctae. Palpi labiales 4-articulati, articulis subcylindricis. 1o et 2o vix oblongis, 3o 4o que multo angustioribus.

Ich stelle die neue Gattung vorläufig zu den Aleocharinen Wahrscheinlich wird sie jedoch später mit *Termitodiscus* Wasm. und den neotropischen Gattungen *Termitopsenius* und *Callopsenius* zu einer eignen Unterfamilie der *Termitodiscini* erhoben werden müssen, die von den *Cephaloplectini* durch den gänzlich auf der Unterseite des Halsschildes gelegenen Kopf, die scheibenförmige Gestalt des Vorderkörpers u. s. w. sich unterscheidet.

Die beiden Arten der neuen Gattung unterscheiden sich folgendermaassen:

1 Grösser und namentlich breiter (2,5 mm l. u. 1,2 mm br.). Fühler dicker, Glied 4—6 quer. Flügeldecken nur um die Hälfte kürzer als das Halsschild. Hinterleib nur mässig dicht beborstet. Röthlich gelbbraun. Halsschild und Flügeldecken manchmal bräunlich. Vorderkörper zwischen den borstentragenden Punkten stärker glänzend als auf dem Hinterleib. — Bei *Termes obesus* Ramb., *subsp. wallonensis* Wasm., Kendal, Ahmednagar-District, Heim!: *Discox. lepisma n. sp.*

1[1] Der vorigen Art ähnlich, aber viel kleiner und namentlich schmäler (2 mm l., 0,7 mm br.), Fühler dünner, Glied 4—6 nicht quer. Flügeldecken fast nur halb so lang wie das Halsschild. Hinterleib sehr dicht beborstet. Pechbraun. Halsschild und Flügeldecken oft dunkler, die ganze Oberseite zwischen den borstentragenden Punkten stark glänzend. — Bei *Termes obesus* Ramb. *i. sp.*, Khandala bei Bombay, Assmuth!: *Discox. assmuthi n. sp.*]

16. *Anommatoxenus n. g. Pygosteninorum.*

(Taf. 32, Fig. 16.)

Unter den von P. Kohl in den Zügen von *Anomma wilverthi* Em. zu St. Gabriel bei Stanleyville entdeckten Gästen befindet sich eine sehr sonderbare neue Gattung von Staphyliniden, welche in ihrer Körperform täuschend einer winzig kleinen rothbraunen Mottengruppe gleicht. Durch die riesige Grösse des Halsschildes, das über die Hälfte der ganzen Körperlänge einnimmt, und durch die normalen, robusten, gegliederten

Tarsen ist sie von *Doryloxenus* Wasm. und *Mimocete* Fauv. (*Phocasoma* Kr.) verschieden. Von *Delibius* Fauv. unterscheidet sie die Form des Kopfes, der scheibenförmig ist, hinten vom Halsschild umschlossen wird und die Profillinie des Prothorax seitlich fortsetzt. Die Flügeldecken sind äusserst kurz, und in der Mitte völlig verwachsen, ohne Naht. Die Fühler sind sehr kurz hornförmig, den Vorderrand des Kopfes nicht überragend. Die Mundtheile wollte ich an dem einzigen Exemplar zur mikroskopischen Untersuchung nicht abtrennen. Die Kiefertaster sind gross, mit auffallend langer Endborste des letzten, ahlförmigen Gliedes; das vorletzte Glied ist lang cylindrisch. Die Unterseite erinnert durch die starke Bestachelung der Beine an *Platypsyllus* und an manche *Cephaloplectini*. An den Vorder- und Mitteltarsen befinden sich ausser den Stacheln noch weisse Hafthaare.

Erst auf Grund eines reichern Materials wird ein definitives Urtheil über die systematische Stellung der neuen Gattung möglich sein. Wegen ihrer Kopfform und ihrer Fühlerbildung lasse ich sie einstweilen bei den *Pygostenini*.

Corporis forma valde convexa, fusiformis, prothorace maximam corporis partem formante. Caput magnum, postice prothoracis margine anteriore circumdatum, longitudine vix latius, disciforme, vix convexum, margine antico rotundato. Os et antennae infra omnino occultae. Oculi supra haud visibiles. Antennae brevissimae, conicae, capitis marginem apice suo extremo vix superantes. Prothorax peramplus et perlongus, valde convexus, disciformis, lateribus cum margine postico omnino rotundatis, margine postico scutellum et elytrorum basin obtegente. Elytrorum pars libera in medio fere quinquies brevior prothorace, sutura nulla (omnino connata). Abdomen breviter conicum, basi tenuissime marginatum, segmentis duobus ultimis immarginatis, paenultimo dorsali modice elongato; ano haud penicillato. Pedes breves sed robusti; coxae anticae magnae, disciformes, spinosae; femora compressa, laminata, latissima, tibiae breves, valde spinosae; tarsi crassi, tibiis vix breviores, antici 4-, medii et postici 5-articulati, valde spinosi, apicem versus attenuati, articulo ultimo apice obtuse producto et biunguiculato.

Anommatoxenus clypeatus n. sp.

(Taf. 32, Fig. 16.)

Rufobrunneus, politus et splendidus praeter abdomen setosum et subaspere punctatum. Long. 1,5 mm, lat. 0,7 mm.

Ueber die Lebensweise dieser Art liegen keine Beobachtungen des Entdeckers vor. Aus der starken Bedornung ihrer Beine kann man vermuthen, dass sie auf den *Anomma*-Larven sich festklammert und auf diese Weise ihre Wirthe — wahrscheinlich als Brutparasit — begleitet.

Paederini.

17. Genus *Stilicus* Ltr.

(Regn. Anim. V. 4, 1829, p. 436.)

Eine Art dieser nahezu kosmopolitischen Gattung wurde von P. Kohl zweimal in Zügen von *Anomma wilverthi* gefangen und darf daher wohl als gesetzmässiger *Anomma*-Gast betrachtet werden. Sie ist zudem in ihrer Färbung den kleinern ♀♀ ihrer Wirthsameise ziemlich ähnlich, rothbraun, mit dunklerm Kopf und Flügeldecken. Diese farbige Aehnlichkeit hat mit dem „Mimicrytypus" der Dorylinengäste gar nichts zu schaffen, der auf Täuschung der eignen Wirthe berechnet ist. Sie dient vielmehr, wie überhaupt die zwischen den blinden *Anomma* und ihren Gästen bestehende Aehnlichkeit des Colorits, zum Schutz gegen Insectenfresser, welche den *Anomma*-zügen folgen, um die von den letztern aufgescheuchten Insecten zu verzehren.[1])

Mit Ausnahme von *Megastilicus formicarius* Cas. in Nordamerika sind die übrigen *Stilicus* nicht gesetzmässig myrmekophil. Doch giebt es unter ihren Verwandten Gattungen wie *Ecitonides* Wasm., die einen hohen Grad der Anpassung an die myrmekophile Lebensweise besitzen.

Stilicus anommatophilus n. sp.

Rufobrunneus vel rufotestaceus, capite elytrisque piceis, paullo nitidus, capite abdomineque opacis, brevissime albopubescens, abdomine etiam supra longe nigrosetoso. Caput magnum, rotundatum, densissime subtiliterque rugulosopunctatum, fronte transversim impressa. Oculi mediocres, ori approximati. Antennae capite thoraceque paullo breviores, articulis

1) Vgl. hierüber *135*, p. 586, No. 6 und oben Anm. 2.

2o 3o que oblongis, 3o longiore 2o, a 4o sensim latioribus, sed etiam 10o haud transverso, 11o ovato-acuminato. Prothorax capite multo angustior et paullo brevior, valde convexus, ovatus, latitudine paullo longior, nitidus, subtilissime sat dense punctatus, sine carina vel linea longitudinali. Elytra thorace longiora et dimidio latiora, nitida, subtiliter sat dense punctata. Abdomen dense subtiliter punctatum. Long. 3—4 mm.

Mit *Stilicus bimaculatus* Boh. aus dem Kaffernlande verwandt, aber durch das völlig eiförmige, keine Spur eines Längskiels oder einer Längslinie besitzende Halsschild sowie auch durch die Färbung u. s. w. verschieden.

18. Andere von P. Kohl gefundene Dorylinengäste.

In einem Zuge von *Anomma wilverthi* Em. traf P. Kohl auch einen Scarabaciden (*Coprini*) aus der Gattung *Caccobius* Thoms. (*Histeridium* Motsch.), der den Ameisen folgte. Seine Beobachtungen hierüber folgen im II. Thl., No. 6. Erst weitere Funde können entscheiden, ob es sich hier um eine gesetzmässige oder bloss zufällige Erscheinung handelte. Deshalb verzichte ich hier auch auf eine nähere Beschreibung der Art.

Ein grosser grauer Brenthide, den P. Kohl unter den Nachzüglern desselben *Anomma*-Heeres fing, scheint mir — bis auf Weiteres — sicher nur zu den zufälligen Begleitern zu rechnen zu sein.

Aus andern Insectenordnungen liegt als Gast von *Dorylus* (*Anomma*) *kohli* Wasm. ein sehr merkwürdiges, winziges, blattidenähnliches, flügelloses Dipterengenus vor, das mit den Phoridengattungen *Aenigmatias* Meinert und *Psyllomyia* Loew verwandt sein dürfte. Eine Beschreibung desselben kann jedoch erst auf Grund eines ausreichendern Materials, das eine mikroskopische Untersuchung der Mundtheile u. s. w. ermöglicht, gegeben werden.

Ferner fing P. Kohl in demselben Zuge von *Dorylus* (*Anomma*) *kohli* auch ein Exemplar einer Lepismine, welche ich an Eschurch sandte, der sie als *Atelura anommae* beschreiben wird.

An dorylophilen Acarinen liegen zwei Arten eines Gamasiden vor, die erst später beschrieben werden können. Eine der beiden Arten scheint mir mit *Neoberlesia equitans* Berl. verwandt zu sein. Diese Gamasiden wurden von P. Kohl auf dem Rücken von Arbeiterinnen eines Zuges von *Anomma wilverthi* Em. gefunden. Vgl. dessen Beobachtungen im II. Theil, No. 7.

II. Theil.

Beobachtungen von P. Kohl über *Anomma* und deren Gäste bei St. Gabriel (Stanleyville.)[1])

1. Ueber ***Dorylomimus kohli*** Wasm. (vgl. oben S. 620—625.)

„Am 31. October 1901 marschirte gegen 4 Uhr Nachmittags eine Treiberameisen-Armee (*Anomma wilverthi* Em.) quer über einen Alleeweg auf unserer Missionsstation St. Gabriel. Viele dieser Ameisen trugen Insecten zwischen den Kiefern. Während meistens kleinere Individuen mit dem Transport der Beute beschäftigt waren, bildeten die grössern theils Spalier längs des Zuges, theils liefen sie, in ihrem Marsche von den des Weges kommenden Leuten gestört, unruhig hin und her. Da hatte das Einfangen von Gästen seine Schwierigkeit. Aber trotz der wachsamen und scharfen Polizei gelang es mir, einen *Dorylomimus*, der in einem mässigen Tempo herangezogen kam, zu fangen. Ich nahm meine Beute zugleich mit einer Anzahl Ameisen von verschiedenen Grössenstadien in einem Fangglase mit nach Hause, in der Absicht, sie in Alkohol-Formol zu setzen. Durch eine andere Beschäftigung sofort in Anspruch genommen, verschob ich dies auf eine andere Zeit. Als ich nun gegen $^1/_2$9 Uhr Abends auf mein Zimmer zurückgekehrt war und im Begriffe stand, unsern *Anomma*-Gast in die Conservirungsflüssigkeit zu setzen, sah ich ihn zu meinem Erstaunen auf der Oberseite des Kopfes einer mittelgrossen Ameise sitzen, die, als ich das Glas in die Hand nahm, gleich den übrigen unruhig umherlief. Dies steigerte meine Aufmerksamkeit. Ich griff eiligst zur Lupe, um genaue und sichere Beobachtungen anstellen zu können. Der Ameise schien die Last auf dem Kopfe nicht recht angenehm zu sein; denn sie lief viel unruhiger im Glas umher als die andern. Auch sah ich, dass sie Anstrengungen machte, um sich des unliebsamen Gastes zu entledigen. Aber dieser hielt sich trotzdem eine gewisse Zeit lang auf seinem Standpunkte fest, während er den Kopf seines Wirthes mit den Fühlern fortwährend kitzelte. Sehr wahrscheinlich hat die Ameise Futtersafttropfen heraufwürgen müssen, obgleich ich solche direct nicht beobachten konnte. Endlich wurde die Ameise ihres

1) Die Namen der Arten sind von mir eingefügt entsprechend den Nummern der Kohl'schen Sendung. Die von mir beigefügten Anmerkungen sind durch „(Wasm.)“ gekennzeichnet. E. Wasmann.

Plagegeistes los, und dieser lief gleich den Wirthen unruhig hin und her, wurde aber von ihnen vollkommen ignorirt. Zu verschiedenen Malen kletterte er wieder auf dieselbe Ameise, trotztem letztere im schnellsten Laufe begriffen war, begab sich sofort auf die Oberseite des Kopfes derselben und forderte sie durch heftige Fühlerschläge zur Fütterung auf. Die Oberseite des Kopfes der Wirthsameise scheint sein Lieblingsplätzchen zu sein; denn dort hält er sich am meisten auf und versucht stets, die Mundgegend der Ameise zu erreichen. Zweimal sah ich, wie unser Gast auf der Oberseite der Ameise auf und ab spazieren ging und dabei dieselbe fortwährend beleckte. Letzteres that er mit Vorliebe auf dem Hinterleibe. Es war ein recht hübscher Anblick, das Thierchen auf der Ameise so emsig geschäftig zu sehen. Einmal sass es auf der Unterseite des Kopfes, und seine Mundtheile berührten unmittelbar diejenigen der Ameise, offenbar um Futtersafttropfen aufzunehmen. Vielleicht wird die Untersuchung der Unterlippe uns nähern Aufschluss darüber geben.[1])

Als der *Dorylomimus* die mittelgrosse *Anomma* verlassen, durchlief er das Glas nach allen Richtungen. Dann und wann unterbrach er seinen Lauf und schien Nahrung zu suchen. Mehrere Versuche, auf den frühern Sitzplatz wieder zu gelangen, waren vergeblich. Eine halbe Stunde später jedoch, während welcher ich durch eine andere Beschäftigung in Anspruch genommen war, sass er auf einer andern, etwas grössern Ameise und spazierte wieder auf ihr herum, sie allseitig beleckend.

Da es bereits spät geworden und ich befürchtete, der Gast könnte von den Ameisen getödtet werden und dann für mikroskopische Untersuchungen sicht nicht mehr eignen, setzte ich ihn sammt den Wirthsameisen in die Conservirungsflüssigkeit.

Am 4. November fand ich in einem Zug von *Anomma wilverthi* Em. zugleich mit einem Gaste des Mimicrytypus[2]) ein neues Exemplar unseres interessanten *Dorylomimus*. Er wurde mit einigen Ameisen verschiedener Grösse lebend mitgenommen und zu Haus in ein grosses Beobachtungsglas gesetzt. Wirthe und Gäste waren sehr aufgeregt und durchliefen das Glas nach allen Richtungen. Da ihnen in diesem

1) Vgl. die betreffenden Angaben im I. Theile der Arbeit, No. 2. S. 621 u. 622 (Wasm.).

2) Vermuthlich ist *Dorylonia laticeps* gemeint. Vgl. oben Theil I, No. 10, S. 635 (Wasm.).

Beobachtungsglas ein grösserer Spielraum gegeben war und sie in Folge dessen nicht so unmittelbar in Berührung kamen wie in dem kleinen Fangglas vom 31. October, sah ich unsern Gast nicht so häufig auf eine Ameise klettern. Ein ausgezeichnetes Mittel jedoch bestand darin, das Glas hin- und herzuschütteln. Diese Beobachtung legt mir die Vermuthung nahe, dass *Dorylomimus* bei Störung seiner Colonne auf den Rücken der Ameisen zu entfliehen sucht.[1]) Dessen ungeachtet scheint dies nicht zuzutreffen. Denn zu verschiedenen Malen kam es mir vor, dass der Fang des *Dorylomimus* missglückte. Alsdann entstand die grösste Verwirrung in der Colonne, die Ameisen liefen wild hin und her, und besonders aufgeregt zeigten sich die grössern Individuen, die mit hoch emporgehobenen Oberkiefern und weit geöffneten Kiefern den Aufenthalt des Störenfrieds zu entdecken suchten. Aber niemals sah ich dabei einen *Dorylomimus* auch nur den geringsten Versuch machen, eine Ameise zu besteigen. Ich vermuthe daher wohl mit Recht, dass er in den Nestbauten[2]) seiner Wirthe seine ritterlichen Unternehmungen macht. Dasselbe darf ich wohl auch von *Sympolemon anommatis* Wasm. annehmen; denn trotz meiner häufigen und scharfen Beobachtungen habe ich denselben nie auf einer Ameise reitend antreffen können.[3]) Zudem ist letzterer ein ausgezeichneter Läufer, der im „Wettlaufen" seine Wirthe weit übertrifft. (Vgl. auch die Beobachtungen unter No. 2 dieses Theiles.)

Kehren wir nun nach dieser kurzen Erwägung zu unsern obigen Beobachtungen zurück. Es war sehr interessant zu sehen, mit welcher

1) Vielleicht noch wahrscheinlicher liesse sich aus jener Beobachtung folgern, dass der Käfer bei heftigem Winde sofort mittels seiner Hafthaare an die Ameisen sich festklammert, um nicht von seinen Wirthen getrennt zu werden. Andrerseits ist es jedoch sicher, dass er nach P. Kohl's Beobachtungen auch zur Nahrungssuche die Ameisen besteigt (Wasm.).

2) Statt „Nestbauten" müsste es hier heissen „zeitweilige Schlupfwinkel"; denn dass die unsteten Treiberameisen Nester bauen, ist kaum anzunehmen; wahrscheinlich besitzen sie nur temporäre Ruheplätze in hohlen Bäumen etc. (wie *Eciton foreli* nach W. Müller in Brasilien). Zudem haben die bei so vielen Gattungen von *Anomma*-Gästen verbreiteten Hafthaare der Tarsen (vgl. Wasmann *130*, p. 96) wohl zweifellos den Hauptzweck, den langbeinigen Wirthen auf deren Wanderungen folgen zu können (Wasm.).

3) Dies ist um so merkwürdiger, da bei *Sympolemon* die reducirten, eingliedrigen Tarsen ganz auffallend dicht mit Hafthaaren besetzt sind, dichter als bei allen übrigen bisher bekannten *Anomma*-Gästen (Wasm.).

Geschwindigkeit der kleine *Dorylomimus* den Rücken der Ameisen erklettern konnte. Dabei fasste er zuerst ein Bein derselben, dessen er sich gleichsam als Leiter bediente, dann spazierte er, wieder eifrig Nahrung suchend, auf und ab. Vorzugsweise hielt er sich auf der Oberfläche des Kopfes auf und suchte stets die Mundgegend seines Wirthes zu erreichen. Letzteres that er ebenfalls, wenn er unterhalb des Kopfes der Ameise sass. Einmal sah ich ihn auch die Beine einer Ameise mit seinem Munde putzen.

Hiermit will ich meine Beobachtungen über die Lebensweise von *Dorylomimus* beschliessen. Sie genügen einigermaassen, um uns einen Einblick in das Leben und Treiben dieses interessanten *Anomma*-Gastes, wenn er in Freiheit ist, zu geben. Ich habe ihn zwar noch späterhin zu demselben Zwecke in mein Beobachtungsnest gesetzt, aber immer dasselbe gesehen.

Auf welcher Stufe des Gastverhältnisses steht unser neuer *Anomma*-Gast? Ich glaube in ihm einen Gast des Symphilentypus, der aber mit der Mimicry verbunden ist, zu finden. Dies geht einigermaassen daraus hervor, dass er vorzugsweise die Mundgegend seiner Wirthsameise aufsucht und sich aus dem Munde derselben füttern lässt. Vielleicht werden mikroskopische Präparate der Mundtheile dieses Gastes Interessantes über die Form der Unterlippe bieten.[1]) Dass er ein Repräsentant des Symphilentypus ist und auf einer ziemlich hohen Stufe des echten Gastverhältnisses steht, geht ferner aus seiner Physogastrie hervor. Die hohe biologische Bedeutung derselben und ihre Beziehungen zu dem Exsudatgewebe bei den Myrmekophilen und Termitophilen hat Wasmann schon wiederholt aus einander gesetzt[2]) und kürzlich zum Gegenstand einer eigenen anatomisch-histologischen Studie gemacht.[3]) Wir dürfen daher auch bei *Dorylomimus* annehmen, dass die am Hinterrande der Abdominalsegmente stehenden Reihen rothgelber Borsten mit dem hypodermalen Fettgewebe in Beziehung stehen und zur Verdunstung des flüchtigen Fettsecrets dienen.[4]) Dieses Exsudat

1) Vgl. die betreffenden Angaben oben S. 621 u. 622. Die sehr breiten Nebenzungen stimmen gut zu dieser Annahme. Vgl. auch Taf. 30, Fig. 3 d (Wasm.).

2) Vgl. Wasmann *51*, p. 423—425; bei *Ecitogaster* und *Ecitophya*: *114*, p. 219—221 und 229—230.

3) Wasmann *134*.

4) Eingehenderes über das Exsudatgewebe von *Dorylomimus* und über dessen Betheiligung an der Physogastrie, siehe oben S. 623 (Wasm.).

wird es wohl sein, womit *Dorylomimus* den Gastgebern seine Pension bezahlt, was sich allerdings in meinen Beobachtungsnestern wegen der unsteten Lebensweise der Ameisen nicht constatiren liess.

Seine ganze Körperbildung, die eine grosse Aehnlichkeit mit derjenigen seiner Wirthsameisen zeigt, lässt es unzweifelhaft erscheinen, dass er zum Mimicrytypus gehört; denn sein Kopf ist stark verlängert, und, was besonders wichtig ist, in seiner Fühlerbildung ahmt er die kleinern ♀♀ täuschend nach, besonders durch den ganz ameisenähnlichen Fühlerschaft und die schlanke, gegen die Spitze schwach verdickte Geissel. Die Mimicry zeigt sich ferner in der Längsentwicklung des Thorax, der stark eingeschnürt ist, endlich in dem *Anomma*-ähnlichen Hinterleib.

Aus den mitgetheilten Beobachtungen sehen wir, dass *Dorylomimus* ein ausgezeichneter Reiter ist. Um zu entscheiden, ob die Tarsen ausser den Stachelborsten noch mit Hafthaaren besetzt seien, wie dies der Fall bei *Sympolemon anommatis* und *Doryloxenus lujae* Wasm. ist, habe ich sie mikroskopisch untersucht. Ich konnte nun beobachten, wie die Unterseite derselben mit weissen, ganz eigenthümlichen Hafthaaren versehen ist.[1])

Hier wäre noch die Frage zu beantworten: wovon ernährt sich *Dorylomimus?* Ich vermuthe, dass seine Nahrung theilweise in den öligen Producten der Hautdrüsen der *Anomma* besteht, gleich denen, die Ch. Janet (2) bei *Myrmica rubra* festgestellt hat. Dass dieser Stoff seine einzige Nahrung sei, möchte ich nicht behaupten. Ja es ist sogar sehr wahrscheinlich, dass er ausser der genannten öligen Substanz noch mit Parasiten, etwa mit Eiern oder Larvenformen irgend einer Acarinengattung sich nährt. Schon oft habe ich *Anomma* mit Milben behaftet gesehen, die sich theils an der Hinterleibsspitze, theils am Thorax derselben aufhielten. Dass er endlich die Futtersafttropfen seiner Wirthe nicht verschmäht, darauf weisen die oben mitgetheilten Beobachtungen hin. Dabei leisten ihm seine Fühler, die, wie wir bereits gesehen haben, denen seiner Wirthsameise täuschend nachgebildet sind, unzweifelhaft grosse Dienste: denn mittels seiner *Anomma*-ähnlichen Fühler kann er dieselben gründlich täuschen und sich ihnen als eine kleine ♀ vorstellen. Zu dem-

1) Näheres über dieselben vgl. oben S. 621 u. Taf. 30, Fig. 3c (Wasm.).

selben Erfolg trägt auch sein ameisenähnlicher Thorax und Hinterleib bei."

2. Ueber *Aenictonia kohli*[1]) und *anommatophila* Wasm.

(Vgl. oben S. 636—637.)

„Einen reichen und zugleich interessanten Fang von *Anomma*-Gästen (*A. wilverthi* Em.) machte ich am 20. November 1901. Ausser zahlreichen Vertretern des Trutztypus (*Pygostenus*[2])), die in den *Anomma*-Zügen das zahlreichste Contingent stellen, fing ich auch mehrere *Sympolemon* und *Dorylominus*. Es war interessant zu sehen, wie ungenirt die Gäste des Trutztypus an der Wanderung theilnahmen. Sie können sich trotz ihrer kurzen Beine ziemlich rasch voranbewegen. Die *Sympolemon* jedoch übertreffen sie im Laufen; denn sie jagten pfeilschnell einher und flogen so zu sagen über ihre Wirthe hin,[3]) die doch gewiss mit ausgezeichneten Laufbeinen versehen sind. Ausser den genannten Gästen nahm auch eine Menge von winzig kleinen Staphyliniden an dem Zuge Theil.

Ein eigenartiges Schauspiel aber bot sich meinen Augen beim Schlusse des Zuges. Der Spur dieses *Anomma*-Heeres folgte nämlich eine grosse Anzahl Käfer, die auf den ersten Blick an Myrmedonien erinnerten[4]), und anderer sehr kleiner Staphyliniden. Ich zählte nahezu 30 solcher myrmedonienartiger Käfer. Mehrere Ameisen waren noch weit vom Zuge zurückgeblieben, und unter diesen fanden sich solche, die entweder krank oder im „Kampf ums Dasein" verletzt worden waren und sich nur mühsam voran bewegten, sowie andere, die in schnellem Tempo dahineilten und sich dem Zuge anzuschliessen

---

1) Auf diese Art bezieht sich zunächst die von P. Kohl jener Beobachtung beigefügte Nummer. Da er von ihr jedoch nur 1 Exemplar beigab, von *Aenictonia anommatophila* dagegen mehrere, so besteht kein Zweifel, dass seine Beobachtungen für beide Arten gelten. Vgl. auch Anm. 4 (Wasm.).

2) Siehe oben S. 643 ff. Vgl. auch die Beobachtungen über *Pyg. pusillus* unter No. 5 dieses II. Theils.

3) Vgl. die oben S. 640 und Taf. 32, Fig. 11 c auf Grund von Schnittserien gegebene Erklärung dieser Bewegungsweise von *Sympolemon* (Wasm.).

4) Wahrscheinlich sind ausser den *Aenictonia*-Arten auch *Myrmedonia kohli* und *pedisequa* Wasm. eingeschlossen, die aus demselben Funde stammen (Wasm.).

suchten. Sobald eine Ameise den Aenictonien und Myrmedonien nahte, so wichen diese scheu aus, obgleich die Ameisen nicht die geringste Anstalt trafen, sie anzugreifen. Mehrere dieser Käfer sah ich neben der Strasse, die die Ameisen gegangen, einherziehen, offenbar, um sich nicht etwaigen feindlichen Angriffen derselben auszusetzen.

Ich nahm nun eine Anzahl dieser Käfer und setzte sie in ein Fanggläschen zu den *Sympolemon*, den *Pygostenus* und *Dorylominus*, die ich vorhin aus derselben Ameisencolonne gefangen hatte. Auch einige *Anomma* von verschiedenen Grössenstadien nahm ich mit. Zu Hause angekommen, setzte ich sie alle zusammen in das Vornest meines Beobachtungsnestes (Lubbock'scher Methode). Ungefähr eine Stunde später sah ich, wie einer jener Käfer[2]) (*Aenictonia kohli* Wasm.), der seine Kameraden (*Aenict. anommatophila* Wasm.) an Grösse merklich übertraf, eine mittelgrosse *Anomma* mit den Kiefern zwischen Kopf und Halsschild packte, gerade als ob er dieselbe köpfen wollte. Rückwärts gehend, versuchte er die Ameise, welche schwer verletzt zu sein schien, mit sich an die Glaswand herauf zu ziehen. Dieses Manöver schien ihm zu glücken, obwohl es recht langsam von statten ging. Die Ameise leistete nicht den geringsten Widerstand. Nachdem die *Aenictonia* mit der Ameise eine Höhe von ungefähr 2 cm an der Glaswand emporgeklettert war, stieg sie mit der Beute langsam herunter, wahrscheinlich weil das Emporsteigen ihr viele Schwierigkeiten verursachte. Auf dem Glasboden angekommen, hielt sie inne und arbeitete mit ihren Kiefern kräftig zwischen Kopf und Halsschild der Ameise, um erstern vom Rumpfe zu trennen. Während dieses „Mordversuches" war sie recht viel von den wild im Neste umherlaufenden Ameisen und übrigen Gästen gestört worden, bis sie schliesslich ihr Opfer losliess. Die Ameise schien gänzlich erschöpft zu sein, denn sie gab nur wenige Lebenszeichen von sich.

Diese Beobachtungen führen mich zu der Ueberzeugung, das *Aenictonia* im freien Naturzustande verletzte, kranke und todte Treiberameisen wegschleppt und an einem abgelegenen Orte verzehrt. Deshalb wird sie in die Classe der feindlich verfolgten Gäste (Synechthren) zu stellen sein.

Während die *Aenictonia* sich mit ihrer Beute beschäftigte, sah

1) Derselbe war in der betreffenden Sendung durch eine besondere Nummer gekennzeichnet (Wasm.).

ich den *Dorylominus* wieder mehrmals auf einer Ameise reiten und auf ihr umherklettern, indem er ihre Oberseite eifrig beleckte, wie ich das bereits in den unter No. 1 mitgetheilten Beobachtungen geschildert habe."

3. Ueber ***Sympolemon anommatis*** Wasm.

(vgl. oben I. Theil, No. 12, S. 637—641 und II. Theil, No. 2, S. 665).

„Ueber das biologische Verhältniss von *Sympolemon* zu seinen Wirthen habe ich nichts Bemerkenswerthes beobachten können, weder in dem eben erwähnten Versuchsneste, wo ich auch die *Aenictonia* hielt, noch früher, obwohl ich ihn verschiedene Male zu *Anomma* in ein Beobachtungsglas gesetzt hatte. Die *Sympolemon* liefen im Glase stets wild umher und wurden von den Ameisen vollständig ignorirt. Dass jedoch zwischen ihnen und ihren Wirthen unter andern Verhältnissen eine recht freundschaftliche Beziehung besteht und dass *Sympolemon* von der *Anomma* sich sogar füttern lässt, scheint aus seinen Anpassungscharakteren festzustehen. Für ein echtes Gastverhältniss sprechen seine Fühler, die gelben Borsten seines Hinterleibes und namentlich die Bildung seiner Unterlippe, welche deutlich auf seine Fütterung durch die Wirthe hinweist, indem die Zunge mit den Nebenzungen einen gemeinschaftlichen, sehr breiten und grossen, seitlich stark gerundeten Löffel bildet, während die Lippentaster winzig klein und reducirt sind." [1])

4. Ueber ***Doryloxenus eques*** Wasm. (vgl. oben S. 650 u. 654).

„Diesen Gast fand ich am 26. Juli 1902 in einer Colonne von *Anomma burmeisteri* Shuck. *var. rubella* Sav., so zu sagen, zufällig. Unter den zahllosen Ameisen jenes Zuges bemerkte ich eine mit einem eigenthümlichen Hinterleib. Ich sah nämlich an der Spitze desselben einen schmalen Gegenstand sich auf und ab bewegen, und in der Neugierde, zu wissen was es sei, versuchte ich mit dem befeuchteten Finger die Ameise zu fangen. Aber ich sah mich enttäuscht; denn der schmale Gegenstand war verschwunden. Einige Zeit darauf sah ich eine andere Ameise desselben Zuges mit dem nämlichen Gegenstand behaftet. Diesmal war ich glücklicher; zu meinem Erstaunen war der Gegenstand nichts anders als die Hinterleibsspitze

1) Vgl. Wasmann *114*, p. 258 ff. und tab. 14, fig. 18 a. — (Ueber die „pfeilschnelle" Bewegungsweise von *Sympolemon* vgl. die oben citirten Stellen. Wasm.)

eines *Doryloxenus equus*. Der aufgebogene Hinterleib und das Halsschild des Käfers zeigte mit dem Hinterleib der Ameise, deren er sich als Reitpferd bediente, eine so auffallende Aehnlichkeit, dass ich ihn, wenn er seine Hinterleibsspitze nicht bewegt hätte, nicht gesehen haben würde."

(Ueber *Doryloxenus kohli* auf *Anomma wilverthi* reitend siehe oben S. 650.)

5. Ueber ***Pygostenus pusillus*** Wasm. (siehe oben S. 644 u. 646.)

(Wurde in einer Marschcolonne von *Dorylus* (*Anomma*) *kohli n. sp.* gefangen mit andern Gästen; vgl. oben S. 627) (Wasm.).

„Ich setzte den kleinen Gast mit einigen seiner Wirthe in ein Fanggläschen und sah, wie er unruhig hin und her lief, dabei den Hinterleib stets in zitternder Bewegung. Er wich den Ameisen scheu aus. In der Marschcolonne sah ich ihn unbehelligt mit seinen Wirthen marschiren."

6. Ueber ***Caccobius*** Thoms. *sp.*? (*Histeridium* Motsch. *Scarabaeidae* S. 659.)

„Der breite, flach gerundete Käfer nahm unbehelligt an dem Zuge [von *A. wilverthi*] Theil. Ich setzte ihn in einer kleinen Entfernung auf den Boden. Er suchte, so gut er konnte, zu entfliehen, gelangte dabei wieder zu seinen Wirthsameisen und marschirte wieder weiter. Ich wiederholte diesen Versuch noch zweimal; jedesmal schloss er sich dem Ameisenzuge wieder an."

[Sollte sich bestätigen, dass dieser Copride, der nur in einem Exemplar vorlag, ein gesetzmässiger *Anomma*-Gast ist, so wäre das sehr interessant. Ich zweifle jedoch daran, da der Käfer vielleicht nur von dem *Anomma*-Zuge aufgescheucht worden war und in derselben Richtung wie diese weiterlief, um nicht den Ameisen entgegenzulaufen. Noch wahrscheinlicher ist mir dies für einen grossen grauen Brenthiden, den P. Kohl ebenfalls in einem Zuge von *Anomma wilverthi* laufend fand (S. 659). Seine Zugehörigkeit zu den *Anomma* scheint mir sehr zweifelhaft, bis sie durch weitere Beobachtungen bestätigt wird (Wasm.)].

7. Ueber eine auf ***Anomma*** reitende Acarine (Gamaside). (Mit *Neoberlesia* Can. verwandt? S. 659.)

„Diese Milbe sass auf dem Thorax einer ☿ von *Anomma wilverthi*. Ich nahm in einem Fanggläschen beide lebend mit. Die Milbe hielt

sich auf ihrem Standpunkt auf der Rückseite des Thorax der Ameise fest. Ich steckte nun ein Stück Baumwolle in das Gläschen und drückte es hinunter bis auf den Glasboden, um auf diese Weise die Milbe von der Ameise zu entfernen und dann zu beobachten, was sie nachher thue. Sowie die Baumwolle mit der Milbe in Berührung kam, stieg sie eiligst von der Ameise herunter. Als ich darauf die Baumwolle wieder nach oben zog, kletterte sie sofort mit Leichtigkeit wieder auf den Rücken der Ameise, obwohl diese wild umherlief. Sie fasste zuerst ein Bein der Ameise und stieg an demselben mit grosser Geschicklichkeit hinauf. Ich wiederholte diesen Versuch noch mehrmals; aber jedesmal sass die Milbe nach kurzer Zeit wieder auf der Ameise."

III. Theil.

Bemerkungen über einige *Anomma*- und *Dorylus*-Arten.

1. *Dorylus* (*Anomma*) *kohli n. sp.*

Die Art scheint einen Uebergang zu bilden von den unterirdisch lebenden *Dorylus s. str.* zu den Treiberameisen (subg. *Anomma*). Ihr Entdecker P. Kohl, der sie bei St. Gabriel (b. Stanleyville, oberer Congo) fand, schreibt über dieselbe: „Die eben genannten Ameisen scheinen stets unterirdisch zu wandern, wenigstens habe ich sie nur dreimal an der Erdoberfläche gesehen und stets nach einem Regen." Die unterirdische Lebensweise von *D. kohli* geht auch aus ihren Gästen hervor, welche weniger denjenigen von *Anomma* als vielmehr jenen von *Dorylus helvolus* L. entsprechen.[1]) Die Entwicklung der Augen des bei *D. kohli* lebenden *Pygostenus pusillus* Wasm. hält ungefähr die Mitte zwischen den kleinen Augen des *Pyg. raffrayi* Wasm. (bei *Dorylus helvolus* L.) und den sehr grossen Augen der bei *Anomma wilverthi* Em. lebenden *Pygostenus*-Arten. Auch hierin dürfte ein Wink für die Lebensweise seines Wirthes liegen.

☿. Grösse der vorliegenden Exemplare 3—8 mm. Die Färbung ist hell gelbroth bei den kleinsten ☿☿, dann verdunkelt sich der Kopf, die grössten endlich sind roth mit rothbraunem Kopf. Die Fühler und Beine sind kürzer als bei den *Anomma*, aber, besonders erstere, doch länger als bei den ganz subterranen *Dorylus*.

Bei den grössten ☿☿ (8 mm) ist der Kopf nur wenig länger

1) Vgl. oben im I. Theile, S. 627, 628, 629, 646, 659.

als breit, nach hinten ziemlich stark und fast geradlinig verengt, stärker als bei den *Dorylus s. str.*, auch stärker als bei *Anomma gerstaeckeri* Em., aber nicht so stark wie bei *A. nigricans* Ill. und *wilverthi* Em. Die ganze Oberseite des Kopfes ist dicht und fein lederartig gerunzelt, fast matt, überdies mit verloschenen Punkten besetzt. Die Fühler sind von der Länge des Kopfes, kürzer als bei *A. nigricans*, *wilverthi* etc., aber länger als bei den *Dorylus s. str.*, deutlich 11gliedrig, die Geissel nur um $^1/_3$ länger als der Schaft. Die Oberkiefer sind 2zähnig, zwischen dem mittlern und dem subapicalen Zahn überdies gekerbt. Der Hinterkopf ist stark ausgerandet, aber mit stumpfen Ecken. Von der gleich grossen Arbeiterform von *A. emeryi* Mayr, welche spitze Hinterecken des Kopfes hat, ausserdem durch den längern, stärker gewölbten und nach hinten stärker verengten Kopf verschieden. Der Rücken ist fast matt, fein lederartig skulpirt mit zerstreuten Punkten. Das Stielchenglied ist genau so lang wie breit, nach vorn nicht wie bei *A. emeryi* geradlinig verengt, sondern mit gerundeten Seiten, vorn ebenso breit wie hinten. Der Hinterleib ist fein lederartig, stärker glänzend als der Vorderkörper, mit spärlicher, aber ziemlich langer abstehender Behaarung und äusserst feinen kurzen Härchen in den Punkten der Sculptur.

Bei den mittlern (5—6 mm langen) ☿☿ ist der Kopf weniger stark nach hinten verengt, mehr viereckig, die Fühler merklich länger als der Kopf, die Geissel fast doppelt so lang wie der Schaft. Bei den kleinern ☿☿ verschwindet die lederartige Sculptur allmählich, sie wird stärker glänzend und dichter gelb behaart. Auch bei den kleinsten (3 mm) fand ich die Fühler noch deutlich 11gliedrig[1]) (nicht 8—10gliedrig wie bei den kleinsten ☿☿ von *A. wilverthi* und *burmeisteri-molesta*): sie sind hier wenig länger als der Kopf, der etwas länger als breit und sehr schwach geradlinig nach hinten verengt ist. Die kleinsten ☿☿ gleichen jenen von *Dorylus helvolus* L., während die grössern weit von jener Art abweichen. Das Stielchenglied der kleinsten ist so lang, wie an der Basis breit, nach vorn ziemlich stark verengt.

Nur ein halbes Dutzend ☿☿ von kleiner bis mittlerer Grösse lag vor. Es ist nach der Kopfform und Kieferbildung der 8 mm langen Exemplare kaum zu bezweifeln, dass die grössten (10—12 mm langen)

1) Glied 2—4 der Geissel sind jedoch sehr kurz und eng an einander gedrängt.

☿☿, die mir nicht vorlagen, einen queren Kopf haben werden und dass daher die Art zum Subgenus *Anomma* zu stellen ist. Sie scheint mir mit *Anomma emeryi* Mayr und *gerstaeckeri* Em. verwandt, unterscheidet sich jedoch von beiden durch die Kopfform, die Form des Stielchens und die Sculptur.

2. Bemerkungen zu ***Dorylus (Anomma) nigricans*** Ill. ***subsp. burmeisteri*** Shuck. und deren Varietäten.

E. Luja hatte 1898—99 bei Kassai am untern Congo eine grosse Menge Ameisen aus einer einzigen Armee von *Anomma wilverthi* Em., der er begegnete, in ein grosses Fangglas mit Spiritus geworfen und dabei ausser der zufälligen Entdeckung der ersten *Anomma*-Gäste (*Sympolemon anommatis* und *Doryloxenus lujae* Wasm.) zur morphologischen Kenntnis jener Treiberameise ein sehr reichhaltiges Material geliefert, das grösstentheils im Naturhist. Museum von Luxemburg sich befindet und durch die Freundlichkeit des Conservators Herrn V. Ferrant mir vorlag. Als ich Emery damals eine Auswahl der verschiedenen Grössenformen der ☿☿ aus jener *Anomma*-Colonne zusandte, hatte derselbe bemerkt, dass die kleinsten (2,5 bis 2,8 mm) nur 8—10gliedrige Fühler besitzen statt 11gliedriger, wie sie sonst bei *Anomma* sich finden.

Ein ganz ähnliches Resultat ergiebt sich nun auch für *Anomma burmeisteri* Shuck. *var. molesta* Gerst., welche 1900—1901 von Luja sehr häufig im Gebirge von Morumballe am Zambesi in Ost-Afrika gefunden wurde. Luja sandte in zwei Fanggläsern Material aus je einer Armee dieser *Anomma*-Form ein, über welches ich hier Folgendes zu bemerken habe.

Die schon von Emery wiederholt hervorgehobene charakteristische Bildung des ersten Stielchengliedes, durch welche die *var. molesta* von den übrigen *Anomma*-Formen sich unterscheidet, fand ich bestätigt. Das Stielchen ist nach hinten allmählich erweitert mit ziemlich stark vorspringenden Hinterecken. Die Grösse der ☿☿ schwankt von 2,5—12 mm. Der Körperbau ist kaum gedrungener als bei *burmeisteri i. sp.* Die Färbung ist bei den beiden *molesta*-Armeen von Morumballe verschieden. In der Armee No. 1, die in Tausenden von Exemplaren vertreten ist (im Naturhist. Museum von Luxemburg), ist die Färbung schwarzbraun, bei den grössern ☿☿ meist mit dunkel rothbraunem Thorax, selten heller. In der Armee No. 2 ist die Färbung bedeutend heller. Die

grössern ♀♀ sind hier rothbraun oder rostroth mit dunkel braunem Hinterleib, dessen Basis häufig heller bleibt; manchmal ist auch der Kopf braun. Die Färbung der kleinsten (2,4—4 mm) ist gleichmässiger braun.

Die Sculptur ist stark glänzend, äusserst fein lederartig mit zerstreuten Punkten. Bei den kleinsten ♀♀ (2,5—3 mm) sind die Punkte grösser und dichter, und Thorax und Hinterleib sind dichter behaart.

Die Oberkiefer der grössten, 12 mm langen ♀♀ sind ein wenig kürzer als bei den ebenso grossen Exemplaren einer Armee von *Anomma burmeisteri*, welche von Luja bei Sankuru (Kassai, unterer Congo) 1903 gefangen wurde. Der Bau der Kiefer ist jedoch derselbe, indem nur ein einziger grosser Mittelzahn vorhanden ist. Bei den ♀♀ von 10 mm ist bei *molesta* noch ein grosser Subapicalzahn und eine Reihe kleinerer Zähne hinter demselben vorhanden, während bei den erwähnten *burmeisteri* der subapicale Zahn schon bei 9 mm Körperlänge verschwindet.

Bei den kleinsten, 2,5—2,8 mm langen ♀♀ von *molesta* sind die Fühler (wie bei der entsprechenden Grössenstufe von *wilverthi*) nur noch 8—10gliedrig. Die 8gliedrigen Fühler sind sehr kurz, die Geissel kaum oder nicht länger als der Schaft und das Endglied der Geissel sehr dick. Ebenso kleine Exemplare lagen mir von den echten *burmeisteri* nicht vor, obwohl sie auch bei diesem sicherlich nicht fehlen. Die kleinsten, 3 mm langen Stücke von *burmeisteri* aus Sankuru haben bereits 11gliedrige Fühler.

Dagegen sandte P. Kohl von *A. burmeisteri var. rubella* Sav., bei St. Gabriel bei Stanleyville am obern Congo gefangen, eine Anzahl ♀♀ ein, welche Grössenstufen von 2,3—10 mm Länge umfassen. Die kleinsten Exemplare dieser Serie haben wie bei *molesta* nur 8—9gliedrige Fühler. Die grössten (10 mm) haben einen sehr grossen Kopf und entsprechen auch in ihrer Kieferbildung den grössten (12 mm langen) ♀♀ von *burmeisteri* und *var. molesta*. Der Subapicalzahn verschwindet bei den *rubella* von Stanleyville bereits bei den 8 mm langen Exemplaren.

Andrerseits befinden sich in meiner Sammlung Exemplare von *burmeisteri-rubella*, von der Chun'schen Deutschen Tiefseeexpedition 1898 in Buea (Kamerun) gesammelt, wo bei den 9 mm grossen ♀♀ der Subapicalzahn noch vorhanden ist.

Bei *Anomma nigricans* Ill. *subsp. sjöstedti* Em. und der *var.*

rufescens Wasm.[1]), welche von der Deutschen Tiefseeexpedition 1898 in Victoria (Kamerun) gesammelt wurden, schwindet der Subapicalzahn der ♀♀ bei ungefähr 9,5 mm Körperlänge.

3. Biologische Notizen zu *Anomma burmeisteri var. molesta.*

Von den beiden Armeen, welche Luja aus Morumballe (Zambesi) einsandte, war die Armee No. 1 gerade im Uebergang über einen Bach begriffen. In dem Material fand sich auch ein neuer *Doryloxenus* (*annulatus*, S. 653), der ohne Zweifel auf einer Ameise gesessen hatte (vgl. P. Kohl's Beobachtungen über *D. eques* oben S. 667; ferner S. 650). Sonstige Insectenreste fanden sich in dem Material der Armee No. 1 nicht vor.

Die (hellere) Armee No. 2, welche Luja auf dem Pfade des Urwaldes gefangen hatte, war dagegen förmlich beladen mit Beutestücken, die von den ♀♀ im Maule getragen wurden: Fliegenlarven, Tausendfüsser, Spinnen, Asseln, Stücke von Käfern und von fremden Ameisen u. s. w. Gäste fanden sich unter diesem Material nicht vor.

4. Termitenraub durch Dorylinen (*Dorylus fulvus* Westw. *subsp. dentifrons n. subsp.*)

Für den Uebergang von *Doryloxenus*-Arten zur termitophilen Lebensweise (vgl. oben S. 614 und 651) bilden die Raubzüge von Dorylinen gegen Termiten-Nester eine nothwendige Voraussetzung. Daher dürfte die folgende Beobachtung von E. Luja hier von Interesse sein.

Er fand bei Sankuru (Kassai, unterer Congo) 1903 am Fusse der Bauten von *Acanthotermes spiniger* Sjöst. *n. subsp. lujae* Wasm.[2]) wiederholt Termiten raubende Colonien eines *Dorylus*; viele der Ameisen hatten noch im Alkohol Termiten zwischen den Kiefern. Da die betreffende *Dorylus*-Form nach Emery, dem ich sie mittheilte, noch unbeschrieben ist, gebe ich hier die Beschreibung:

---

1) Dieselbe verhält sich zur Normalform von *sjöstedti* wie die *var. rubella* Sav. zu *burmeisteri*. Die Beschreibung der *var. rufescens* wird in den Resultaten jener Expedition erscheinen.

2) Unterscheidet sich von *spiniger i. sp.* durch die 19gliedrigen Fühler beider Soldatenformen, durch den viel breitern Kopf des grossen Soldaten und durch die stumpfen Seitenecken des Metanotums beider Soldatenformen. Fühler der Imago 23gliedrig.

Dorylus fulvus Westw. *subsp. dentifrons* Wasm. *n. subsp.* ☿.

Unterscheidet sich von *fulvus i. sp.* durch die Form der Stirnleisten, welche beim grössern ☿ vorn in einen starken Zahn aufspringen. Kopf dichter und gröber punktirt als bei *fulvus*. Stielchen meist ein wenig länger als breit. Oberkiefer schwarz, des kleinern ☿ vorn mit 2 spitzen Zähnchen, die des grossen ☿ vorn mit 1 stumpfen Zahn. Bei den kleinsten Individuen (3 mm) sind die Fühler nur 9gliedrig, bei den nächstgrossen (4 mm) 10gliedrig, sonst 11gliedrig. ☿ von 3—14 mm in grosser Zahl lagen vor. Färbung gelb (klein. ☿) bis roth braun (gross. ☿), glänzend. Emery schreibt mir, dass er die gleiche *Dorylus*-Form auch aus Kamerun erhalten habe.

IV. Theil.

Verzeichniss der bisher bekannten Dorylinengäste Afrikas, nach den Wirthsameisen geordnet.[1])

In einer frühern Arbeit (*114*, p. 271 (57 Sep.) ff.) wurde ein Verzeichniss der Dorylinengäste gegeben. Bezüglich der neotropischen *Eciton*-Gäste aus Südamerika wären nur einige kleine Nachträge zu geben, während für die *Eciton*-Gäste der nordamerikanischen Südstaaten durch neuere Arbeiten von Brues (*1—4*) eine Reihe von Arten hinzugekommen ist, namentlich Dipteren und Hymenopteren. Hier beschäftigen uns jedoch nur die afrikanischen Dorylinengäste. Bei diesen kann man von einem „Nachtrage" nicht reden, indem das in vorliegender Arbeit beschriebene, namentlich durch P. Kohl entdeckte, neue Material so umfangreich ist, dass es die Zahl der früher bekannten afrikanischen Dorylinengäste ungefähr vervierfacht hat. Ich nehme daher der Vollständigkeit halber in das vorliegende Verzeichniss auch die schon damals angegebenen Gäste von *Dorylus helvolus* etc. nochmals auf.[2])

Bei ***Dorylus* (*Anomma*) *wilverthi*** Em.:

(Coleoptera, *Staphylinidae*.)

Trilobitideus insignis n. sp. Oberer Congo (Kohl!). (S. 620.)
Dorylomimus kohli n. g. n. sp. Oberer Congo (Kohl!). (S. 620 u. 660.)

---

1) Zugleich Inhaltsverzeichniss der neuen Gattungen und Arten des I. Theils und der Beobachtungen des II. Theils.

1) Als termitophile *Doryloxenus*-Arten Ostindiens wurden beschrieben *D. transfuga* und *termitophilus* S. 655, ferner die neue termitophile indische Gattung *Discoxenus* mit zwei neuen Arten S. 655, 656.

Dorylogaster longipes n. g. n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 625.)
Dorylopora costata n. g. n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 628.)
Demera nitida n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 630.)
Dorylonilla spinipennis n. g. n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 631.)
Dorylophila rotundicollis n. g. n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 632.)
Myrmedonia kohli n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 633.)
Myrmedonia pedisequa n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 634.)
Dorylonia laticeps n. g. n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 635.)
Aenictonia anommatophila n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 637.)
Aenictonia kohli n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 637 u. 665.)
Sympolemon anommatis WASM. Unterer Congo (LUJA!); oberer Congo (KOHL!). (S. 637, 641 u. 665, 667.)
Sympolemon tiro n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 641.)
Anommatophilus kohli n. g. n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 642.)
Anommatophilus minor n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 643.)
Pygostenus laevicollis n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 647.)
„ *fauveli n. sp.* Oberer Congo (KOHL!). (S. 648.)
„ *splendidus n. sp.* Oberer Congo (KOHL!). (S. 648.)
„ *pubescens n. sp.* Oberer Congo (KOHL!). (S. 648.)
„ *setulosus n. sp.* Oberer Congo (KOHL!). (S. 649.)
„ *kohli n. sp.* Oberer Congo (KOHL!). (S. 649.)
„ *longicornis n. sp.* Oberer Congo (KOHL!). (S. 649.)
„ *alutaceus n. sp.* Oberer Congo (KOHL!). (S. 649.)
Doryloxenus lujae WASM. Unterer Congo (LUJA!). (S. 654.)
„ *kohli n. sp.* Oberer Congo (KOHL!). (S. 654.)
„ *hirsutus n. sp.* Oberer Congo (KOHL!). (S. 654.)
Anommatoxenus clypeatus n. g. n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 656.)
Stilicus anommatophilus n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 658.)
(Acarina, *Gamasidae* siehe S. 659 u. 668.)

Bei ***Dorylus* (*Anomma*) *burmeisteri*** SHUCK. ***i. sp.***:

Pygostenus lujae n. sp. Unterer Congo (LUJA!). (S. 648.)

Bei ***Dorylus* (*Anomma*) *burmeisteri var. rubella*** SAV.:

Anommatophilus tenellus n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 643.)
Pygostenus bicolor n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 647.)
Doryloxenus eques n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 654 u. 667.)

Bei ***Dorylus* (*Anomma*) *burmeisteri var. molesta*** GERST.:

Doryloxenus annulatus n. sp. Zambesi (LUJA!). (S. 653.)

Bei ***Dorylus* (*Anomma*) *kohli*** WASM.:

(Coleoptera, *Staphylinidae*.)

Dorylocerus fossulatus n. g. n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 627.)
Dorylopora kohli n. sp. Oberer Congo (KOHL!). (S. 629.)

Demera kohli n. sp. Oberer Congo (Kohl!). (S. 630.)
Pygostenus pusillus n. sp. Oberer Congo (Kohl!). (S. 646 u. 668.)

(Diptera, *Phoridae.*)

n. g. n. sp. (prope *Aenigmatias* Mein.). Oberer Congo (Kohl!). (S. 659.)

(Thysanura, *Lepismidae.*)

Atelura anommae Escherich *n. sp.* Oberer Congo (Kohl!). (S. 659.)

Bei ***Dorylus helvolus*** L.

Trilobitideus mirabilis Raffr. Capcolonie (Raffray!). (S. 619.)
Trilobitideus paradoxus n. sp. Capcolonie (Brauns!). (S. 619.)
Dorylostethus wasmanni Brauns. Capcolonie, Oranje-Freistaat (Brauns!).
Dorylostethus raffrayi Wasm. Oranje-Freistaat (Brauns!).
Dorylobius sulcicollis Raffr. Capcolonie (Raffray!).
Derema forcicollis Fauv. Capcolonie (Raffray!).
Myrmedonia dorylina Wasm. Capcolonie (O'Neil!).
Doryloxenus cornutus Wasm. Capcolonie (Brauns!). (S. 653.)
Pygostenus raffrayi Wasm. Capcolonie (Raffray!).
Pygostenus rufus Raffr. Capcolonie (Raffray!).

(Diptera, *Phoridae.*)

Psyllomyia testacea H. Loew. Capcolonie (Brauns!)

Bei ***Aenictus eugenii*** Em.

Trilobitideus n. sp.? [1]) Oranje-Freistaat (Brauns!).
Aenictonia cornigera Wasm. Oranje-Freistaat (Brauns!). (S. 637.)

[Als letzter nördlicher Ausläufer der afrikanischen Dorylinengäste ist zu erwähnen:

Bei ***Dorylus juvenculus*** Shuck. (*Typhlopone oraniensis* Luc.):

Pygostenus (*Typhloponemys*) *hypogaeus* Rey. Syrien (Abeille de Perrin!).]

1) Wahrscheinlich nicht *mirabilis* Raffr., wie ich *114*, p. 275 angegeben hatte. Vgl. oben S. 620.

Literaturverzeichniss.

Brauns, H. 1. Ein neuer Doryliden-Gast des Mimicry-Typus, in: Wien. entom. Z., V. 17, 1898, p. 224—227.

Brues, Ch. Th. 1. Two new myrmecophilous genera of aberrant Phoridae from Texas, in: Amer. Naturalist, V. 35, 1901, No. 413, p. 337—356.

2. New and little known guests of the Texan legionary ants, ibid., V. 36, 1902, No. 425, p. 365—378.

3. Two new Texan ant- and termite-guests, in: Entomol. News, June 1902, p. 184—187, mit tab. 9.

4. Descriptions of new ant-like and myrmecophilous Hymenoptera, in: Trans. Amer. entomol. Soc., V. 29, March 1903, p. 119—128, mit tab. 1.

Escherich, K. 1. Biologische Studien über algerische Myrmekophilen etc., in: Biol. Ctrbl., V. 22, 1902, No. 20—22, p. 638—663.

Janet, Ch. 1. Sur le Lasius mixtus, l'Antennophorus uhlmanni etc., Limoges 1897 (Etud. s. l. fourm. etc., No. 13).

2. Système glandulaire tégumentaire de la Myrmica rubra, Paris 1898 (Etud. s. l. fourm. etc., No. 17).

Raffray, A. 1. Diagnoses de Staphylinides myrmécophiles nouveaux, in: Bull. Soc. entomol. France, 1898, No. 19, p. 351—352.

Raffray, A. et A. Fauvel. 1. Genres et espèces de Staphylinides nouveaux d'Afrique, in: Rev. entomol., 1899, No. 1, p. 1—44 u. tab. 1.

Silvestri, F. 1. Contribuzione alla conoscenza dei Termitidi e Termitofili dell' America meridionale, Portici 1903, in: Redia, V. 1, 1903, p. 1—234 mit 6 tab.

Wasmann, E.[1]) 1. Ueber die Lebensweise einiger Ameisengäste, I. Theil, in: Deutsch. entomol. Z. 1886, p. 49—66.

1) Die hier angeführten Nummern entsprechen den Nummern im Literaturtheil des „Kritischen Verzeichnisses der myrmekophilen und ter-

Wasmann, E. 19. Zur Bedeutung der Fühler bei Myrmedonia, in: Biol. Ctrbl., V. 11, 1891, No. 1, p. 23—26.

42. Die Ameisen- und Termiten-Gäste von Brasilien, I. Theil, in: Verh. zool. bot. Ges. Wien 1895, 4., p. 137—179 (Sep. 1—45).

51. Die Myrmekophilen und Termitophilen, Leiden 1896, in: CR. 3. Congr. internat. Zool., p. 410—440.

71. Ein neuer Doryliden-Gast aus Süd-Afrika, in: Deutsch. entomol. Z. 1897, II, p. 278 u. tab. 2, fig. 6.

73. Ein neuer Eciton-Gast aus Nord-Carolina, ibid., 1897, II, p. 280—282 u. tab. 2, fig. 4.

80. Eine neue dorylophile Tachyporinen-Gattung aus Süd-Afrika, in: Wien. entomol. Z. 1898, 3., p. 101—103 u. fig. 1—4.

95. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, in: Zoologica, Heft 26, 1899, tab. 1—3.

99. Neue Termitophilen und Myrmekophilen aus Indien, in: Deutsch. entomol. Ztschr. 1899, p. 145—169 u. tab. 1 u. 2.

102. Eine neue dorylophile Myrmedonia aus der Capcolonie, mit einigen andern Notizen über Dorylinen-Gäste, ibid., 1899, p. 174—177.

107. Zwei neue Lobopelta-Gäste aus Süd-Afrika, ibid., 1899, p. 403—404.

110. Ein neuer Gast von Eciton carolinense, ibid. 1899, p. 409—410.

---

114. Neue Dorylinen-Gäste aus dem neotropischen und dem äthiopischen Faunengebiet[1]), in: Zool. Jahrb., V. 14, Syst., p. 215—289 u. tab. 13 u. 14.

115. Zur Lebensweise der Ameisengrillen (Myrmeophila), in: Natur Offenb., V. 47, 1901, Heft 3, p. 129—152.

116. Zwei neue Liometopum-Gäste aus Colorado, in: Wien. entomol. Z. 1901, 7. Heft, p. 145—147.

117. On some genera of Staphylinidae, described by Thos. L. Casey, in: Canad. Entomol., V. 33, 1901, p. 249—252.

118. Giebt es thatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwicklung begriffen sind? Zugleich mit allgemeinern Bemerkungen über die Entwicklung der Myrmekophilie und Termitophilie und über das Wesen der Symphilie, in: Biol. Ctrbl., V. 21, 1901, No. 22 u. 23.

---

mitophilen Arthropoden" (*38*, 1894) sowie den Fortsetzungen der Liste meiner diesbezüglichen Arbeiten in No. *95* u. *114*. Um jene Liste zu vervollständigen, lasse ich ferner eine Fortsetzung derselben folgen, welche an No. *114*, p. 287 sich anschliesst.

1) Berichtigung zu No. *114*, p. 235—236. Die daselbst beschriebene Gattung *Eciton*[*]*xenus* ist identisch mit *Limulodes* Matth., welche bisher zu den Trichopterygiern gestellt wurde.

Wasmann, E. 119. Termitoxenia, ein neues flügelloses Dipteren-Genus aus Termiten-Nestern, II. Theil, Nachtrag zum systematischen und biologischen Theile, in: Z. wiss. Zool., V. 70, 1901, p. 289—298.

120. Neues über die zusammengesetzten Nester und gemischten Colonien der Ameisen, in: Allg. Z. Entomol., V. 6, 1901, No. 23 u. 24; V. 7, 1902, No. 1—21 (Sep. 78 S.) mit 1 tab.

121. Zur Kenntniss der myrmekophilen Antennophorus und anderer auf Ameisen reitender Acarinen, in: Zool. Anz., V. 25, No. 661, 1902, p. 66—76.

122. Ein neuer myrmekophiler Ilyobates aus dem Rheinland (Ilyobates brevicornis [1])), in: Deutsch. entomol. Z., 1902, I, p. 62.

123. Coléoptères myrmécophiles récueillis par A. Lameere en Algérie, in: Ann. Soc. entomol. Belg., V. 46, 1902, p. 159.

124. Zur nähern Kenntniss der termitophilen Dipteren-Gattung Termitoxenia. Mit 1 Taf., Jena 1902, in: Verh. 5. internat. Zool.-Congr. (Berlin) 1901, p. 852—872.

125. Verzeichniss der von Dr. W. Horn auf Ceylon 1899 gesammelten Termiten, Termitophilen und Myrmekophilen, in: Deutsch. entomol. Z. 1902, I, p. 79—80.

126. Zwei neue europäische Coleopteren, ibid., 1902, I, p. 16.

127. Species novae insectorum termitophilorum ex America meridionali, in: Tijdschr. Entomol., V. 45, 1902, p. 95—107 u. tab. 9.

128. Species novae insectorum termitophilorum, a. D. F. Silvestri in America meridionali inventae [2]), in: Bull. Mus. Torino, V. 17, 1902, No. 427, p. 1—6.

129. Termiten, Termitophilen und Myrmekophilen, gesammelt auf Ceylon von Dr. W. Horn 1899, mit anderm ostindischem Material bearbeitet, in: Zool. Jahrb., V. 17, Syst., 1902, p. 99—164 u. tab. 4 u. 5.

130. Biologische und phylogenetische Bemerkungen über die Dorylinen-Gäste der alten und der neuen Welt, mit specieller Berücksichtigung ihrer Convergenzerscheinungen, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. 1902, p. 86—98 u. tab. 1.

131. Neue Bestätigungen der Lomechusa-Pseudogynen-Theorie, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. 1902, p. 98—108 u. tab. 2.

132. Riesige Kurzflügler als Hymenopteren-Gäste, in: Insectenbörse, V. 19, 1902, No. 34—36.

133. Constanztheorie oder Descendenztheorie [3]), in: Stimmen aus

1) = *Stenusa rubra* Er., siehe die Berichtigung ibid. 1903, p. 236.

2) p. 5—6 statt *Eupsenius* ist zu setzen *Callopsenius n. g.*

3) Mit besonderer Berücksichtigung der Ameisengäste und Termitengäste und deren Anpassungserscheinungen.

Maria Laach, V. 64, 1903, Heft 1, p. 29—44; Heft 2, p. 149—163; Heft 5, p. 544—563 mit 10 Fig. u. 1 Taf.

Wasmann, E. 134. Zur nähern Kenntniss des echten Gastverhältnisses bei den Ameisen- und Termiten-Gästen, in: Biol. Ctrbl., V. 23, 1903, No. 2, 5, 6, 7, 8.

135. Zum Mimicry-Typus der Dorylinen-Gäste, in: Zool. Anz., V. 26, 1903, No. 704, p. 581—590.

136. Zur Brutpflege der blutrothen Raubameise (F. sanguinea Ltr.), in: Insectenbörse, V. 20, No. 35, p. 275—276.

137. Die Thorakalanhänge der Termitoxeniidae, ihr Bau, ihre imaginale Entwicklung und phylogenetische Bedeutung, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. 1903, p. 113—120 u. tab. 3.

Erklärung der Abbildungen.

[Die Photogramme sind aufgenommen mit der kleinen verticalen Camera von ZEISS, den Objectiven a_1, a_2, AA und D und Projections-Ocul. 2 *. Für die bei durchfallendem Licht aufgenommenen Objecte wurde elektrische Beleuchtung (Nernstlampe 32 K.) angewandt.]

Tafel 31.

Fig. 1. *Trilobitideus insignis n. sp.* 11 : 1.

Fig. 2. *Trilobitideus paradoxus n. sp.* 11 : 1.

Fig. 3. *Dorylomimus kohli n. g. n. sp.* Oberansicht. 9 : 1.

Fig. 3 a. Seitenansicht. 9 : 1.

Fig. 3 b. Fühler. 22 : 1.

Fig. 3 c. Vorderfuss und Schienenspitze. 130 : 1. *h* Hafthaare.

Fig. 3 d. Unterlippe. 160 : 1. *z* Zunge; *p* Paraglossen; *lt* Lippentaster.

Fig. 3 e. Sagittalschnitt durch den Hinterleib eines ♀, um die riesige Grösse des reifen Eies zu zeigen. 30 : 1.

Fig. 4. *Dorylogaster longipes n. g. n. sp.* 12 : 1.

Fig. 5. *Dorylopora costata n. g. n. sp.* 12 : 1.

Fig. 6. *Dorylonilla spinipennis n. g. n. sp.* 12 : 1.

Tafel 32.

Fig. 7. *Dorylophila rotundicollis n. g. n. sp.* 12 : 1.

Fig. 7 a. Kiefertaster. 150 : 1.

Fig. 8. *Dorylonia laticeps n. g. n. sp.* 8 : 1.

Fig. 9. *Aenictonia anommatophila n. sp.* 8 : 1.

Fig. 10. *Aenictonia cornigera* WASM. 8 : 1.

Fig. 11. *Sympolemon anommatis* Wasm. 7 : 1.

Fig. 11 a. Längsschnitt durch das 10. Fühlerglied. 145 : 1.

Fig. 11 b. Etwas schräger Längsschnitt durch das 11. Fühlerglied. 145 : 1. *g* knospenförmige Sinnesgrube mit 2 Papillen in der Basis.

Tafel 33.

Fig. 11 c. Sagittalschnitt durch die Grenze der medialen und der lateralen Region eines ♂, um die in den Hinterleib hineinragenden bogenförmigen Chitinspangen der Segmenträuder und die mächtige Entwicklung des quer gestreiften Muskelgewebes zu zeigen. 20 : 1.

Fig. 12. *Sympolemon tiro n. sp.* 13 : 1.

Fig. 13. *Anommatophilus kohli n. g. n. sp.* 10 : 1.

Fig. 14. *Doryloxenus eques n. sp.* 12 : 1.

Fig. 15. *Doryloxenus kohli n. sp.* 14 : 1.

Fig. 16. *Anommatoxenus clypeatus n. g. n. sp.* 16 : 1.

Fig. 17. *Pygostenus splendidus n. sp.* 8 : 1.

Fig. 18. Lippentaster von *Pygostenus laevicollis n. sp.* (Zeiss D, Oc. 4; 435 : 1.) Nach einem mit Hämatoxylin Delaf. gefärbten Präparat. *s* papillenartige Sinneshaare auf der Aussenseite des 3. Tastergliedes; *tb* Tastborsten; *n* Tasternerv; n^1, n^2 die beiden Zweige desselben im 3. Gliede des Tasters.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Brutpflege bei Echinodermen.

Von

Hubert Ludwig in Bonn.

Da seit der von Studer[1]) vor mehr als zwanzig Jahren gegebenen Uebersicht des damals Bekannten eine ganze Menge neuer Fälle von Brutpflege bei Echinodermen aufgefunden worden sind — ihre Zahl hat sich seitdem reichlich verdoppelt — und die darauf bezügliche Literatur sehr zerstreut und zum Theil schwer zugänglich ist, so dürfte eine neue Zusammenstellung nicht unangebracht erscheinen.

Wie aus dem Folgenden hervorgeht, kennen wir heute nicht weniger als 47 brutpflegende Echinodermen, von denen 13 auf die Holothurien, 4 auf die Seeigel, 12 auf die Ophiuren, 17 auf die Seesterne und 1 auf die Crinoideen entfallen. Unter den Holothurien kommen alle Fälle von Brutpflege auf die beiden Familien der Cucumariiden (= Dendrochiroten) und der Synaptiden; unter jenen giebt es 10 und unter diesen 3 brutpflegende Arten. Bei den Seeigeln sorgen 2 reguläre Arten aus der Familie der Cidariden und 2 irreguläre Arten (je eine aus den Familien der Nucleolitiden und Spatangiden) für ihre Nachkommenschaft. Bei den Ophiuren sind es vorzugsweise die beiden Familien der Amphiuriden (6 Arten) und Ophiacanthiden (4 Arten), die Brutpflege treiben; daneben je eine

1) Studer, Th., Ueber Geschlechtsdimorphismus bei Echinodermen, in: Zool. Anz., V. 3, 1880, p. 523—527, 543—546 mit 10 Figuren.

Art aus den Familien der Ophiolepididen und der Ophiomyxiden. Brutpflegende Seesterne treffen wir vor allem in den Familien der Asteriiden (10 Arten) und der Pterasteriden (4 Arten); aber auch aus den Familien der Astropectiniden, Stichasteriden und Echinasteriden kennen wir je einen Fall.

Besonders bemerkenswert ist die geographische Verteilung der brutpflegenden Arten. Nur 10 von den 47 Arten leben in wärmern Meeresgebieten, während alle andern den nördlichen oder südlichen Kaltwassergebieten angehören, und hier ist wieder das südliche, subantarktische Gebiet in der auffallendsten Weise bevorzugt, denn daselbst begegnen wir 29 Arten, dagegen in den nördlichen Meeren nur 8.

Die Arten der wärmern Meere sind im atlantischen Bezirke eine mittelmeerische Holothurie (*Phyllophorus urna*), eine aus dem Mittelmeer bis zur Nordsee und der Ostküste Amerikas reichende Ophiure (*Amphiura squamata*), die ostatlantische und mittelmeerische *Antedon rosacea* und dann drei westindische Arten, nämlich eine Ophiure (*Hemipholis cordifera*) und zwei Synaptiden (*Synapta vivipara* und *Chiridota rotifera*), von denen die eine (*Chiridota rotifera*) auch noch weiter südlich bis Rio de Janeiro vorkommt. Diesen sechs atlantischen Arten entspricht im pacifischen Bezirke eine Gruppe von vier Arten, nämlich ein Seeigel (*Anochanus sinensis*)[1]) und drei an der californischen Küste, südlich von S. Francisco, lebende dendrochirote Holothurien (*Cucumaria curata, Thyone rubra, Psolidium nutriens*).

Im nördlichen atlantischen Ocean und dem nördlichen Eismeer sind die brutpflegenden Formen durch 7 Arten vertreten, nämlich eine Ophiure (*Ophiacantha anomala*), 5 Seesterne (*Pteraster militaris, Hexaster obscurus, Cribrella sanguinolenta, Asterias mülleri, Asterias sp.* Stuxberg) und eine Holothurie (*Cucumaria glacialis*), während wir aus dem nordpacifischen Gebiete nur von einem brutpflegenden Seestern (*Asterias sp.* Ludwig) wissen.

Ihre reichste Entfaltung findet die Brutpflege der Echinodermen, wie schon hervorgehoben, in den subantarktischen und antarktischen Gewässern. Hier begegnen wir 3 brutpflegenden Seeigeln (*Stereocidaris nutrix, St. canaliculata, Hemiaster cavernosus*), 9 Ophiuren (*Ophioglypha hexactis, Ophiactis kröyeri, O. asperula, Amphiura magellanica,*

1) Der Fundort dieser Art ist nicht sicher; angeblich stammt sie aus dem „chinesischen Meere".

A. patagonica, *Ophiacantha vivipara*, *O. marsupialis*, *O. imago*, *Ophiomyxa vivipara*), 11 Seesternen (*Leptoptychaster kerguelenensis*, *Stichaster nutrix*, *Hymenaster nobilis*, *H. praecoquis*, *Asterias antarctica*, *A. perrieri*, *Diplasterias steineni*, *D. lütkeni*, *Anasterias studeri*, *A. chirophora*, *A. belgicae*) und 6 Holothurien (*Cucumaria crocea*, *C. laevigata*, *C. parva*, *Psolus ephippifer*, *Ps. antarcticus*, *Chiridota contorta*). Was für Gründe mögen gewaltet haben, um in den südpolaren Meeren die Brutpflege in so reicher Fülle zur Ausbildung zu bringen, wie wir sie im Kreise der Echinodermen nirgendwo anders auf der Erde wiederfinden? Einstweilen weiss ich auf diese Frage keine Antwort.

Nicht minder seltsam und räthselhaft ist die Mannigfaltigkeit, in der die Brutpflege ausgeübt wird. Bald wird dafür die äussere Oberfläche des alten Thieres, bald werden innere Hohlräume benutzt; bald wird die Brutpflege von ohnehin vorhandenen Organen in Nebenfunction übernommen, bald werden besondere Einrichtungen lediglich für den Schutz der Jungen gebildet. Wir können im Grossen und Ganzen zwei Hauptformen der Brutpflege als äussere und innere unterscheiden, die aber durch Uebergänge mit einander verbunden sind und mitunter auch combinirt auftreten.

Bei der äussern Brutpflege kriechen im einfachsten Falle die Jungen beliebig auf dem Körper der Mutter umher, so bei *Ophiactis kröyeri* und *asperula*, *Hemipholis cordifera* und in den ältern Entwicklungsstadien von *Ophiacantha vivipara* und *Stereocidaris nutrix*. Viel häufiger werden die Eier und die Jungen an ganz bestimmten oberflächlichen Stellen des elterlichen Thieres getragen. Hierhin gehören ausser *Antedon rosacea* mit Befestigung der Eier an den Pinnulae die meisten brutpflegenden Seesterne, welche die Brut in der Umgebung des Mundes festhalten und mit ihrem Körper schützend überdecken, so bei *Cribrella sanguinolenta*, *Asterias mülleri*, *Asterias sp.* Ludwig, *A. antarctica*, *A. perrieri*, *Diplasterias steineni*, *D. lütkeni*, *Anasterias studeri*, *A. chirophora*, *A. belgicae* und in den spätern Entwicklungsstadien bei *Stichaster nutrix*. Auch bei einem Seeigel, *Stereocidaris nutrix*, wird in ähnlicher Weise die Mundumgebung zum Aufenthaltsorte der jungen Brut. Und auch bei *Psolus antarcticus* ist es zwar nicht die Mundumgebung, aber doch die Bauchseite (Kriechsohle), die den jungen Thieren zur Befestigung dient. In andern Fällen der äussern Brutpflege wird die Rückenseite des Körpers zum Träger der Nachkommenschaft. Hier treffen wir bei *Stereocidaris canaliculata* die Jungen auf dem Apicalfeld, bei *Hemiaster cavernosus* in den beiden tiefen hintern Ambulacralfurchen, in beiden Fällen

von benachbarten Stacheln schützend überdeckt, bei *Leptoptychaster kerguelenensis* zwischen den Paxillen des Rückens. Die Rückenwand des Körpers kann im Dienste der äussern Brutpflege auch besondere Umbildungen erfahren; so schwellen bei der zwittrigen *Cucumaria crocea* die beiden dorsalen Ambulacren, auf denen sich die Jungen entwickeln, wulstförmig an; bei dem getrenntgeschlechtlichen *Psolus ephippifer* treten beim Weibchen vergrösserte Skeletplatten auf dem Rücken auf, unter welchen die Eier und Jungen Schutz finden, und bei *Psolidium nutriens* werden die jungen Thiere in die Rückenhaut geradezu eingebettet.

Zur innern Brutpflege führen die Fälle hinüber, in denen sich besondere Einsenkungen der Körperwand zu mehr oder weniger tiefen nach aussen offnen Brutbeuteln gestalten, die in einfacher oder mehrfacher Zahl bald an der Rückenseite, z. B. bei *Anochanus sinensis*, bald an der Bauchseite in schwacher Andeutung bei *Cucumaria parva* und in voller Ausbildung bei *Cucumaria laevigata* und *C. glacialis* vorkommen. Werden ohnehin vorhanden innere Organe zur Brutpflege benützt, so kommen vor Allem die mit der Aussenwelt communicirenden Athemhöhlen in Betracht, wie sie die Ophiuren in ihren Bursae und die Pterasteriden in dem unter ihrer Supradorsalmembran befindlichen Raume besitzen; dahin gehören demgemäss alle Fälle von innerer Brutpflege bei Ophiuren (unter denen nur *Amphiura squamata* zwittrig ist) und bei Pterasteriden. Aber auch andere innere Organe können zum Aufenthaltsorte der Brut werden, so insbesondere die Leibeshöhle bei einer Anzahl Holothurien: *Thyone rubra*, *Phyllophorus urna*, *Synapta vivipara* (Zwitter), *Chiridota rotifera* (Zwitter) und Aussackungen des Magens bei einem Seestern (*Stichaster nutrix* für die jüngern Stadien der Entwicklung). Nur bei einer einzigen Art, der getrennt geschlechtlichen *Chiridota contorta*, werden die Genitalschläuche selbst zu Bruträumen, in denen die Jungen ihre ganze Entwicklung durchlaufen.

Die Geschichte der Brutpflege beginnt mit Quatrefages, dem wir die älteste Nachricht darüber (1842, *Amphiura squamata*) verdanken. Dann folgen die Mittheilungen von M. Sars (1844, *Cribrella sanguinolenta*, *Asterias mülleri*), R. A. Philippi (1845, *Hemiaster cavernosus*) und Örsted (1850, *Synapta vivipara*). In den nächsten 20 Jahren reihen sich daran die Beobachtungen von Busch (1851, *Antedon rosacea*), Stimpson (1852, *Hemipholis cordifera*), Danielssen u. Koren (1856, *Pteraster militaris*), Kowalevsky (1867, *Phyllophorus urna*), Grube (1868, *Anochanus sinensis*), Philippi (1870,

Asterias antarctica) und Ljungman (1870, *Ophiacantha vivipara*). Das folgende Jahrzehnt brachte die Entdeckungen weiterer Fälle durch G. O. Sars (1872, *Ophiacantha anomala*), Lyman (1875, *Amphiura magellanica, Ophiacantha marsupialis;* 1878, *Ophiacantha imago*), Studer (1876, *Ophiomyxa vivipara*; 1880, *Ophioglypha hexactis*), Smith (1876, *Asterias perrieri*), Stuxberg (1880, *Asterias sp.*), mich (1880, *Chiridota rotifera*) und ganz besonders durch Wyv. Thomson (1876, *Stereocidaris nutrix, St. canaliculata, Cucumaria crocea, Psolus ephippifer, Leptoptychaster kerguelenensis, Hymenaster nobilis*). Von 1881—1890 kamen hinzu die Funde von Studer (1885, *Stichaster nutrix*), Lampert (1886, *Cucumaria laevigata*), Levinsen (1886, *Cucumaria glacialis*), mir (1886, *Asterias sp.*) und Sladen (1889, *Hymenaster praecoquis*). Seitdem sind in den letzten 13 Jahren noch 15 neue Fälle bekannt geworden durch Perrier (1891, *Diplasterias steineni, D. lütkeni, Anasterias studeri*), Verrill (1894, *Hexaster obscurus*), Cowles (1901, *Cucumaria curata*), Clark (1901, *Thyone rubra, Psolidium nutriens*) und mich (1897, *Psolus antarcticus, Chiridota contorta*; 1898, *Ophiactis kröyeri, Cucumaria parva:* 1899, *Ophiactis asperula, Amphiura patagonica;* 1903, *Anasterias chirophora, A. belgicae*).

Für das folgende Verzeichnis sei bemerkt, dass darin nur diejenige Literatur Aufnahme gefunden hat, die sich auf die Brutpflege bezieht; andere Literatur über die betreffenden Arten ist weggelassen. Synonyme Namen sind, soweit nöthig, angegeben. Rückverweisungen mit l. c. sind nur innerhalb derselben Classe angewandt.

A. Holothurioidea.

I. Fam. *Cucumariidae* (*Dendrochirotae*).

1. ***Cucumaria crocea*** (Lesson).

Die abgelegten Eier 0,7 mm gross. Die Jungen werden auf dem Rücken des alten Thieres, auf den beiden wulstförmig angeschwollenen dorsalen Ambulacren, getragen.

Thomson, Wyv., Notice of some peculiarities in the mode of propagation of certain Echinoderms of the Southern Sea, in: Journ. Linn. Soc. London, V. 13, 1876, p. 57—61, fig. 1 auf p. 58 (*Cladodactyla crocea*).

Thomson, Wyv., Report of the Voyage of H. M. S. Challenger, Narrative,

V. 1, London 1885, p. 379—383, fig. 138 (*Cladodactyla crocea*). Wiederholung der vorigen Mittheilung.

Théel, Hj., Challenger-Holothurioidea, Part II, London 1886, p. 58—61 (*Cucumaria crocea*).

Ludwig, H., 3 Mittheilungen über alte und neue Holothurien, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1887, p. 1234—1235.

Ludwig, H., Holothurien der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise, Hamburg 1898, p. 15—24.

2. *Cucumaria laevigata* (Verrill).

Eier ungefähr 1 mm gross. Junge in ventralen Bruttaschen= Hauteinstülpungen, deren jederseits vom mittlern ventralen Radius ungefähr in der Längsmitte des Körpers eine gebildet wird.

Lampert, K., Die Holothurien Südgeorgiens, in: Jahrb. wiss. Anst. Hamburg, V. 3, Hamburg 1886, p. 13—15, fig. 1 (*Cucumaria crocea*).

Lampert, K., Die während der Expedition S. M. S. „Gazelle" 1874 bis 1876 von Prof. Dr. Th. Studer gesammelten Holothurien, in: Zool. Jahrb., V. 4, Syst., Jena 1889, p. 830—831 (*Cucumaria laevigata*).

Ludwig, H., l. c. Hamburg 1898, p. 35.

3. *Cucumaria parva* Ludwig.

Die Jungen entwickeln sich in seichten Einbuchtungen der beiden ventralen Interradien.

Ludwig, H., l. c. Hamburg 1898, p. 26—27, tab. 1, fig. 14—18.

4. *Cucumaria glacialis* (Ljungman).

Eier 1 mm gross. Junge in ventralen Bruttaschen=Hauteinstülpungen, deren jederseits vom mittlern ventralen Radius nahe dem Vorderende eine gebildet wird.

Levinsen, G. M. R., Kara-Havets Echinodermata, in: Lütken, Dijmphna-Togtets zoologisk-botaniske Udbytte. Kjöbenhavn 1886, p. 385—386, tab. 34, fig. 1—3 (*Cucumaria minuta*).

Mortensen, Th., Zur Anatomie und Entwicklung der Cucumaria glacialis, in: Z. wiss. Zool., V. 57, 1894, p. 704, 716—721, tab. 31, fig. 24 bis 29, tab. 32, fig. 30, 31.

5. *Cucumaria curata* H. C. Cowles.

Näheres über die Brutpflege noch nicht veröffentlicht.

Cowles, H. C., bei Clark, H. L., The Holothurians of the Pacific Coast of North America, in: Zool. Anz., V. 24, 1901, p. 165.

6. ***Thyone rubra*** Clark.

Die Jungen entwickeln sich in der Leibeshöhle.

Clark, H. L., l. c. 1901, p. 166—167.

7. ***Phyllophorus urna*** Grube.

Junge in der Leibeshöhle.

Kowalevsky, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holothurien, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (7), V. 11, No. 6, 1867, p. 7.

Ludwig, H., Brutpflege und Entwicklung von Phyllophorus urna Grube, in: Zool. Anz., V. 21, 1898, p. 95—99.

8. ***Psolidium nutriens*** (Clark).

Die Jungen liegen in der Rückenhaut des alten Thieres eingebettet.

Clark, H. L., l. c. 1901, p. 169—170 (*Thyonepsolus nutriens*).

9, ***Psolus ephippifer*** Wyv. Thomson.

Eier und Junge unter den Rückenplatten des Weibchens.

Thomson, Wyv., l. c. London 1876, p. 61—62, fig. 2 u. 3 auf p. 60.

Théel, Hj., l. c. London 1886, p. 91—92, tab. 15, fig. 9—11.

10. ***Psolus antarcticus*** (Philippi).

Die Jungen werden auf der Kriechsohle des alten Thieres getragen.

Ludwig, H., Brutpflege bei Psolus antarcticus, in: Zool. Anz., V. 20, 1897, p. 237—239.

Ludwig, H., l. c. Hamburg 1898, p. 55—57, tab. 3, fig. 34—36.

II. Fam. *Synaptidae.*

11. ***Synapta vivipara*** (Örsted).

Entwicklung von der Furchung an in der Leibeshöhle.

Örsted, A. S., Centralamerikanische Echinodermen (Synaptula vivipara), in: Vidensk. Meddel. naturh. Foren. Kjöbenhavn for 1849/1850, p. VII.

Ludwig, H., Die von Chierchia auf der Fahrt der kgl. ital. Corvette „Vettor Pisani" gesammelten Holothurien, in: Zool. Jahrb., V. 2, 1886, p. 28—29.

Clark, H. L., The viviparous Synapta of the West Indies, in: Zool. Anz., V. 19, 1896, p. 398—400.

Clark, H. L., Notes on the life history of Synapta vivipara Örsted, in: Journ. Inst. Jamaica, Vol. 2, Part 3, Kingston (Jamaica) 1896, p. 278—282.

Clark, H. L., Synapta vivipara, in: Mem. Boston Soc. nat. Hist., V. 5. 1898, p. 53—88, tab. 11—15.

Clark, H. L., Further notes on the Echinoderms of Bermuda, in: Ann. New York Acad. Sc., V. 12, Lancaster 1899, p. 134.

12. *Chiridota rotifera* (Pourtales).

Junge in der Leibeshöhle.

Ludwig, H., Ueber eine lebendig gebärende Chirodota, in: Zool. Anz., V. 3, 1880, p. 492.

Ludwig, H., Ueber eine lebendig gebärende Synaptide etc., in: Arch. Biol., V. 2, 1881, p. 49—54, tab. 3, fig. 1—8.

Clark, H. L., l. c. Lancaster 1899, p. 134.

13. *Chiridota contorta* Ludwig.

Eier 0,33 mm gross. Lebendig gebärend; als Bruträume dienen die Genitalschläuche.

Ludwig, H., Ein neuer Fall von Brutpflege bei Holothurien, in: Zool. Anz., V. 20, 1897, p. 217—219.

Ludwig, H., l. c. Hamburg 1898, p. 77—81, tab. 3, fig. 38—41.

B. Echinoidea.

I. Fam. *Cidaridae.*

1. *Stereocidaris nutrix* (Wyv. Thomson).

Die 2 mm grossen Eier gelangen in die Umgebung des Mundes; die Jungen entwickeln sich daselbst, beschützt von den benachbarten Stacheln; später kriechen sie noch eine Zeit lang auf den langen Stacheln des alten Thieres umher.

Thomson, Wyv., Notice of some peculiarities in the mode of propagation of certain Echinoderms of the Southern Sea., in: Journ. Linn. Soc. London, V. 13, 1876, p. 62—64, fig. 4 auf p. 63 (*Cidaris nutrix*).

Studer, Th., Ueber Echinodermen aus dem antarktischen Meere, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin 1876, p. 454—455 (*Goniocidaris membranipora*).

Studer, Th., Ueber Geschlechtsdimorphismus bei Echinodermen, in: Zool. Anz., V. 3, 1880, p. 524, 543, 4, fig. 4—7 (*Cidaris membranipora*).

Studer, Th., Uebersicht über die während der Reise S. M. S. Gazelle gesammelten Echinoideen, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin 1880, p. 862 (*Cidaris* [*Goniocidaris*] *membranipora*).

Mortensen, Th., Echinoidea (Part I), in: The Danish Ingolf-Expedition, V. 4, Copenhagen 1903, p. 25—27 (*Stereocidaris nutrix*).

2. *Stereocidaris canaliculata* (A. Agassiz).

Die Eier werden auf dem Scheitelfeld aufgehäuft und von darüber gekreuzten Stacheln beschützt, bis die Jungen entwickelt sind.

Thomson, Wyv., l. c. 1876, p. 65—67, fig. 5 auf p. 65 (*Goniocidaris canaliculata*).

Studer, Th., l. c. 1876, p. 455—456 (*Goniocidaris vivipara*).

Studer, Th., l. c. Zool. Anz. 1880, p. 524, 544, fig. 8 u. 9 (*Goniocidaris canaliculata*).

Agassiz, A., Challenger-Echinoidea, 1881, p. 43—46, tab. 2, fig. 2, 8 bis 10, 12 (*Goniocidaris canaliculata, partim*).

Loven, Sven, Echinologica, in: Bihang Svenska Vet.-Akad. Handl., V. 18, Afd. 4, No. 1, Stockholm 1892, p. 5—10; tab. 1—3 (*Goniocidaris canaliculata*).

Mortensen, Th., l. c. 1903, p. 25—27 (*Stereocidaris canaliculata*).

II. Fam. *Nucleolitidae.*

3. *Anochanus sinensis* Grube.

Die Jungen liegen in einem wahrscheinlich durch Einsenkung des Apicalfeldes entstandenen Brutbeutel, der sich am obern Pole des Thieres nach aussen öffnet.

Grube, Ed., Ueber einen lebendig gebärenden Seeigel, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin 1868, p. 178—180.

III. Fam. *Spatangidae.*

4. ***Hemiaster cavernosus*** (PHILIPPI).

Die fast 1 mm grossen Eier gelangen auf dem Rücken des Weibchens in die beiden sehr vertieften hintern Ambulacralfurchen, in welchen sie, von den Randstacheln der Furchen überdeckt, ihre Entwicklung durchlaufen.

PHILIPPI, R. A., Beschreibung einiger neuen Echinodermen nebst kritischen Bemerkungen über einige weniger bekannte Arten, in: Arch. Naturgesch., Jg. 11. 1845, p. 346—347 (*Spatangus* [*Tripylus*] *cavernosus*).

AGASSIZ, A., On viviparous Echini from the Kerguelen Islands, in: Proc. Amer. Acad. Arts Sc., 1876, p. 231—235, fig. 1—6.

THOMSON, WYV., l. c., London 1876, p. 67—71, fig. 6—9 (*Hemiaster sp.*).

STUDER, TH., l. c., Berlin 1876, p. 457 (*Abatus cordatus*).

STUDER, TH., l. c., Zool. Anz., 1880, p. 524, 544—545, fig. 10.

STUDER, TH., l. c., Berlin 1880, p. 881—882.

AGASSIZ, A., l. c., London 1881, p. 177—184, tab. 20a, fig. 1, 2, 7—12.

MEISSNER, M., Echinoideen der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise, Hamburg 1900, p. 14.

C. Ophiuroidea.

I. Fam. *Ophiolepididae.*

1. ***Ophioglypha hexactis*** E. A. SMITH.

Die Jungen entwickeln sich in den Bursä.

STUDER, TH., Ueber Geschlechtsdimorphismus bei Echinodermen, in: Zool. Anz., V. 3, 1880, p. 527.

LYMAN, TH., Challenger-Ophiuroidea, London 1882, p. 41—42, tab. 45, fig. 1, tab. 47, fig. 2.

STUDER, TH., Uebersicht über die Ophiuriden der Reise der „Gazelle", in: Abh. Akad. Wiss. Berlin vom Jahr 1882, Berlin 1883, p. 13—14.

STUDER, TH., Die Seesterne Süd-Georgiens, in: Jahrb. wiss. Anst. Hamburg, V. 2, 1885, p. 162.

II. Fam. *Amphiuridae.*

2. ***Hemipholis cordifera*** Lyman.

Die Jungen halten sich auf dem alten Thiere auf und entwickeln sich vielleicht in den Bursae.

Stimpson, W., New Ophiurans, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., V. 4, 1852, p. 224 (*Ophiolepis elongata*).

Lyman, Th., l. c., London 1882, p. 157.

3. ***Ophiactis kröyeri*** Lütken.

Die Jungen halten sich auf dem alten Thiere auf.

Ludwig, H., Die Ophiuren der Sammlung Plate, in: Zool. Jahrb., Suppl. 4, Jena 1898, p. 759—760.

4. ***Ophiactis asperula*** (Philippi).

Die Jungen halten sich auf dem alten Thiere auf.

Ludwig, H., Ophiuroideen der Hamburger Magalhaensischen Sammelreise, Hamburg 1899, p. 8.

5. ***Amphiura squamata*** (Delle Chiaje).

Grösse der Eier 0,15 mm. Die Jungen entwickeln sich in den Bursae.

de Quatrefages, Sur quelques faits relatifs à l'histoire des animaux invertébrés, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 15, 1842, p. 799—800.

Krohn, A., Ueber die Entwicklung einer lebendig gebärenden Ophiure, in: Arch. Anat. Physiol. 1851, p. 338—343, tab. 14, fig. 3.

Schultze, M., Ueber die Entwicklung von *Ophiolepis squamata*, einer lebendig gebärenden Ophiure, ibid., 1852, p. 37—46, tab. 1.

Lyman, Th., Ophiuridae and Astrophytidae, in: Illust. Catal. Mus. comp. Zool., V. 1, Cambridge, Mass., 1865, p. 123.

Metschnikoff, Elias, Studium über die Entwicklung der Echinodermen und Nemertinen, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg, (7), V. 14, No. 8, 1869, p. 13, tab. 3 B, 4.

Ludwig, H., Zur Entwicklungsgeschichte des Ophiuren-Skelets, in: Z. wiss. Zool., V. 36, 1881, p. 181—200, tab. 10, 11.

Apostolides, N. Chr., Anatomie et développement des Ophiures, Paris 1881 (auch in: Arch. zool. expér., V. 10), p. 82—94.

Fewkes, J. Walter, On the development of the calcareous plates of Amphiura, in: Bull. Mus. comp. Zool., V. 13, No. 4, Cambridge, Mass. 1887, mit 3 Taf.

DAWYDOFF, C., Beiträge zur Kenntniss der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren, in: Z. wiss. Zool., V. 69, 1901, p. 202 (*Amphiura sp.*).[1])

6. *Amphiura magellanica* LJUNGMAN.

Die Jungen entwickeln sich in den Bursae.

LYMAN, TH., Ophiuridae and Astrophytidae of the Hassler Expedition, in: Illustr. Catal. Mus. comp. Zool., V. 7, Cambridge, Mass. 1875, p. 19.

7. *Amphiura patagonica* (LJUNGMAN).

Die Jungen entwickeln sich in den Bursae.

LUDWIG, H., Jugendformen von Ophiuren, in: SB. Akad. Wiss. Berlin 1899, No. 14, p. 21.

III. Fam. *Ophiacanthidae.*

8. *Ophiacantha vivipara* LJUNGMAN.

Die Jungen entwickeln sich in den Bursae und halten sich später auf dem alten Thiere auf.

LJUNGMAN, AXEL VILH., Om tvänne nya arter Ophiurider, in: Öfvers. Vetensk.-Akad. Förhandl., Stockholm 1870, No. 5.

THOMSON, WYV., Notice of some peculiarities in the mode of propagation of certain Echinoderms of the Southern Sea, in: Journ. Linn. Soc. London, V. 13, London 1876, p. 76—78, fig. 13 (*Ophiocoma didelphys*).

STUDER, TH., Ueber Echinodermen aus dem antarktischen Meere, in: Monatsber. Akad. Wiss. Berlin 1876, p. 460 u. 462.

STUDER, TH., l. c., in: Zool. Anz., V. 3, 1880, p. 527, fig. 3.

LYMAN, l. c., London 1882, p. 185, tab. 46, fig. 8.

STUDER, TH., l. c. („Gazelle"), Berlin 1883, p. 23—24.

9. *Ophiacantha anomala* G. O. SARS.

Die Jungen entwickeln sich in den Bursae.

SARS, G. O., Nye Echinodermer fra den Norske Kyst, in: Vidensk. Selsk. Forhandl. for 1871, Christiania 1872, p. 13.

---

1) Es ist nicht sicher, ob die von DAWYDOFF untersuchte Art mit *A. squamata* oder etwa mit *A. chiajei* FORBES identisch ist; ich stelle sie nur einstweilen hierher.

10. ***Ophiacantha marsupialis*** Lyman.

Die Jungen entwickeln sich in den Bursae.

Lyman, Th., l. c. (Hassler), Cambridge, Mass. 1875, p. 14, tab. 1, fig. 9.

11. ***Ophiacantha imago*** Lyman.

Die Jungen entwickeln sich in den Bursae.

Lyman, Th., Ophiuridae and Astrophytidae of the Voyage of H. M. S. „Challenger", Part I (= vorläufiger Bericht), in: Bull. Mus. comp. Zool. Cambridge, Mass., V. 5, No. 7, 1878, p. 140.

Lyman, Th., l. c. London 1882, p. 187.

IV. Fam. *Ophiomyxidae.*

12. ***Ophiomyxa vivipara*** Studer.

Grösse der Eier 0,5 mm. Die Jungen entwickeln sich in den Bursae.

Studer, Th., l. c. Berlin 1876, p. 462.

Studer, Th., l. c. Zool. Anz., V. 3, 1880, p. 526—527, fig. 2.

Studer, Th., l. c. („Gazelle") Berlin 1883, p. 29, tab. 3, fig. 15.

Lyman, Th., l. c. London 1882, p. 246.

Ludwig, H., l. c. Jena 1898, p. 772—775.

D. Asteroidea.

I. Fam. *Astropectinidae.*

1. ***Leptoptychaster kerguelenensis*** E. A. Smith.

Die Eier gelangen zwischen die Paxillen und entwickeln sich daselbst: die Jungen bleiben eine Zeit lang an dem alten Thier befestigt.

Thomson, Wyv., Notice of some peculiarities in the mode of propagation of certain Echinoderms of the Southern Sea., in: Journ Linn. Soc. London, V. 13, 1876, p. 71—73, fig. 10 (*Archaster excavatus*).

Sladen, W. P., Challenger-Asteroidea, London 1889, p. 186—188, tab. 31, fig. 1.

II. Fam. *Stichasteridae.*

2. ***Stichaster nutrix*** STUDER.

Die Jungen befinden sich erst in Aussackungen des Magens, nachher aussen am Munde.

STUDER, TH., Die Seesterne Südgeorgiens, in: Jahrb. wiss. Anst. Hamburg, V. 2, Hamburg 1885, p. 154—158, tab. 2, fig. 5e.

III. Fam. *Pterasteridae.*[1])

3. ***Pteraster militaris*** (O. F. MÜLLER).

Die Jungen entwickeln sich unter der Supradorsalmembran.

DANIELSSEN u. KOREN, Fauna littoralis Norvegiae, Lief. 2, Bergen 1856, p. 55—59, tab. 8, fig. 1.

SARS, M., Oversigt af Norges Echinodermer, Christiania 1861, p. 57—62.

4. ***Hexaster obscurus*** EDM. PERRIER.

Die Jungen entwickeln sich unter der Supradorsalmembran.

VERRILL, A. E., Descriptions of new species of Starfishes and Ophiurans etc., in: Proc. U. S. nation. Mus., V. 17, Washington 1894, p. 276, 277 (*Pteraster hexactis*).

DÖDERLEIN, L., Einige Beobachtungen an arktischen Seesternen, in: Zool. Anz., V. 22, 1899, p. 338 (*Pteraster hexactis*).

—, Echinodermen, in: Zoologische Ergebnisse einer Untersuchungsfahrt nach der Bären-Insel und West-Spitzbergen („Olga"), Oldenburg 1900, p. 214—216, tab. 8, fig. 1, 3, 4, 7, 7a (*Pteraster obscurus*).

ÖSTERGREN, HJ., in: Zool. Anz., V. 24, 1901, p. 253 (*Hexaster obscurus*).

1) Hier sind nur diejenigen Pterasteriden aufgenommen, bei denen Brutpflege thatsächlich beobachtet ist. Denn der anscheinend von manchen Autoren vertretenen Meinung, dass der unter der Supradorsalmembran der Pterasteriden gelegene Raum überhaupt in erster Linie eine Bruthöhle darstelle und allgemein als solcher benützt werde, fehlt jede ausreichende Begründung. Man wird deshalb in obigem Verzeichnisse ins Besondere die Arten: *Pteraster pulvillus* M. SARS, *Retaster* (*Pteraster*) *cribrosus* v. MARTENS), *Retaster* (*Pteraster*) *capensis* (GRAY), *Pteraster ingouffi* EDM. PERRIER und *Pteraster lebruni* (= *incisus*) EDM. PERRIER vermissen, die sämmtlich lediglich auf Grund jener allgemeinen Ansicht als brutpflegend in der Literatur angeführt werden.

5. ***Hymenaster nobilis*** Wyv. Thomson.

Die Eier gelangen unter die Supradorsalmembran.

Thomson, Wyv., l. c., London 1876, p. 75.
Sladen, W. P., l. c., London 1889, p. 497.

6. ***Hymenaster praecoquis*** Sladen.

Die Jungen entwickeln sich unter der Supradorsalmembran.

Sladen, W. P., l. c., London 1889, p. 525, tab. 90, fig. 6.

IV. Fam. *Echinasteridae.*

7. ***Cribrella sanguinolenta*** (O. F. Müller).

Eier und Junge am Munde.

Sars, M., Ueber die Entwicklung der Seesterne, in: Arch. Naturg., Jg. 10, V. 1, Berlin 1844, p. 169—178, tab. 6, fig. 1, 2 (*Echinaster sanguinolentus*).

Sars, M., Fauna littoralis Norvegiae, Lief. 1, Christiania 1846, p. 47 bis 54, tab. 8, fig. 4, 5.

Masterman, A. T., Preliminary note on the development of Cribrella oculata, in: Proc. phys. Soc. Edinburgh, V. 14, 1901, p. 310—313, tab. 9.

V. Fam. *Asteriidae.*

8. ***Asterias mülleri*** (M. Sars).

Eier und Junge am Munde.

Sars, M., l. c. Arch. Naturg., Jg. 10, V. 1, Berlin 1844, p. 169—178 (*Asteracanthion mülleri*).

Sars, M., l. c. Christiania 1846, p. 56—57, tab. 8, fig. 38.

9. ***Asterias sp.*** Stuxberg.

Eier vielleicht am Munde.[1])

Stuxberg, Ant., Evertebratfaunan i Sibiriens Ishaf, in: Bihang Svenska Vet.-Akad. Handl., V. 5, No. 22, Stockholm 1880, p. 28.

1) Stuxberg sagt nichts Näheres über die Brutpflege, sondern beschränkt sich darauf, die Art als „*vivipara*“ zu bezeichnen.

10. ***Asterias sp.*** LUDWIG.[1])

Eier am Munde.

LUDWIG, H., Echinodermen des Beringsmeeres, in: Zool. Jahrb., V. 1, Jena 1886, p. 288—289.

11. ***Asterias antarctica*** (LÜTKEN).

Junge am Munde.

PHILIPPI, R. A., Neue Seesterne aus Chile, in: Arch. Naturg., Jg. 36, V. 1, Berlin 1870, p. 272—274, tab. 3, fig. a—c (*Asteracanthion varium*).

PERRIER, EDM., Echinodermes de la mission scientifique du Cap Horn, Paris 1891, p. K 22, 91, tab. 1, fig. 1, 2 (*Asterias spirabilis*).

12. ***Asterias perrieri*** E. A. SMITH.

Junge am Munde.

SMITH, E. A., Descriptions of species of Asteriidae and Ophiuridae from Kerguelen's Island, in: Ann. Mag. nat. Hist. (4), V. 17, London 1876, p. 106.

SMITH, E. A., Echinodermata (Zoology of Kerguelensland), in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 168, 1879, p. 273.

13. ***Diplasterias steineni*** (STUDER).

Junge am Munde.

PERRIER, EDM., l. c., Paris 1891, p. K 23—24, 84.

14. ***Diplasterias lütkeni*** EDM. PERRIER.

Junge am Munde.

PERRIER, EDM., l. c., Paris 1891, p. K 82.

15. ***Anasterias studeri*** EDM. PERRIER.[2])

Eier am Munde.

PERRIER, EDM., l. c., Paris 1901, p. K. 92, 99—100.

1) Möglicher Weise gehört diese wie die vorige Art zu *Asterias mülleri*.

2) An einer Stelle (p. K 23) giebt PERRIER auch *Anasterias perrieri* STUDER als brutpflegend an. Da er aber später in seiner Beschreibung dieser Art (p. K 97—99) nichts mehr davon erwähnt und dafür (p. K 92,

16. *Anasterias chirophora* Ludwig.

Eier und Junge am Munde.

Näheres in meinen im Druck befindlichen Seesternen der belgischen antarktischen Expedition.

17. *Anasterias belgicae* Ludwig.

Junge am Munde.

Näheres in meinen im Druck befindlichen Seesternen der belgischen antarktischen Expedition.

E. Crinoidea.

1. *Antedon rosacea* (Linck).

Die Eier bleiben an den Pinnulae hängen und durchlaufen hier die Embryonalentwicklung.

Busch, Wilhelm, Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Thiere, Berlin 1851, p. 83.

Thomson, Wyv., On the embryogeny of Antedon rosaceus Linck, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 165, 1865, p. 513 etc.

Goette, Alexander, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Comatula mediterranea, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 12, 1876, p. 583.

Graeffe, Ed., Uebersicht der Seethierfauna des Golfes von Triest, I., Echinodermen, Wien 1881, p. 7 (auch in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 3, p. 339).

Perrier, Edm., Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatule de la Méditerranée, in: Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris (2), V. 9, 1886.

Barrois, J., Recherches sur le développement de la Comatule, in: Rec. zool. Suisse, V. 4, Genève 1888, p. 546—547.

Lo Bianco, S., Notizie biologiche, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 13, 1899, p. 469.

Seeliger, Oswald, Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden (Antedon rosacea), in: Zool. Jahrb., V. 6, Anat., 1893, p. 161—167.

99—100) die *Anasterias studeri* als brutpflegend beschreibt, so glaube ich annehmen zu dürfen, dass sich seine Notiz auf p. K 23 in Wirklichkeit ebenfalls auf *Anasterias studeri* bezieht.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Der Begriff des Instinctes einst und jetzt.

Von

Dr. **Heinrich Ernst Ziegler.**
Professor an der Universität Jena.

Ueber einen theoretischen Begriff zu schreiben, ist für einen Naturforscher meistens eine undankbare Aufgabe; wer neue Beobachtungen vorträgt, wird in naturwissenschaftlichen Kreisen gewöhnlich grössere Aufmerksamkeit finden. Aber es giebt einzelne Begriffe, deren Geschichte von besonderer Wichtigkeit ist, weil sie gemäss der zunehmenden empirischen Erkenntniss sich verändert haben, also gewissermaassen den Fortschritt der Erfahrungswissenschaft wiederspiegeln, oder auch weil sie mit der verschiedenartigen Naturauffassung, manchmal sogar mit der wechselnden Weltanschauung zusammenhängen.

In diesem Sinne soll hier der Begriff des Instinctes betrachtet werden. Es ist also darzulegen, wie die verschiedenen Auffassungen dieses Begriffes die Richtungen der Thierpsychologie kennzeichnen und mit philosophischen Lehren zusammenhängen. Ferner soll gezeigt werden, wie der Fortschritt der empirischen Wissenschaften diesen Begriff beeinflusst hat und ihm eine neue Grundlage gab.

Eine solche Erörterung über den Instinct dürfte auch deswegen von einiger Bedeutung sein, weil dieser Begriff nicht allein in den Naturwissenschaften, sondern auch in manchen andern Disciplinen Anwendung findet und auf diese zurück wirkt. So muss der Psychologe, wenn er auf naturwissenschaftlichem Standpunkt steht, die Triebe des Menschen aus den Instincten der Thiere herleiten, der

Sociologe spricht von socialen Instincten sowie von den Instincten des sexuellen Lebens und des Familienlebens, der Strafrechtstheoretiker wird, wenn er bei der Willensfrage den deterministischen Standpunkt vertritt, die individuellen Unterschiede in der Intensität der Instincte sowie die krankhaften Abänderungen derselben nicht ausser Acht lassen dürfen.

Indem ich zu der Geschichte des Instinctbegriffes übergehe, will ich der beliebten akademischen Sitte folgen, historische Darlegungen mit dem classischen Alterthum zu beginnen. Schon hier findet man eine zweifache Art die Thierseele aufzufassen, eine verschiedene Bewerthung derselben, wie sie auch in neuerer Zeit noch die streitenden Gegner scheidet, also einerseits eine hohe Ansicht von der Thierseele, andrerseits eine geringe Schätzung derselben. Eine hohe Auffassung der Thierseele nenne ich diejenige, welche die thierische Psyche der menschlichen nahe stellt und die Aehnlichkeiten zwischen beiden hervorhebt. Andrerseits giebt es eine niedere Auffassung der Thierseele, welche die Unterschiede des menschlichen und thierischen Seelenlebens betont und womöglich eine unüberbrückbare Kluft zwischen beiden aufweisen will.

Die ältere griechische Philosophie nimmt in dieser Hinsicht keine scharfe Stellung ein, insbesondere hat sie kein Interesse daran, die Kluft zwischen der thierischen und der menschlichen Natur zu erweitern: die Thiere werden als Lebewesen ähnlicher Art aufgefasst, welche nur auf niedrigerer Stufe stehen oder mit Unvollkommenheiten behaftet sind, wie ja schon bei Homer den Thieren auch eine Psyche zugeschrieben wird, die beim Tode aus dem Körper entflieht.[1])

Aus der Reihe der ältern griechischen Philosophen greife ich nur Heraklit heraus, welcher bekanntlich die ganze Natur aus dem Zusammenwirken und Widerstreit dreier Elemente erklärt, des Feuers, des Wassers und der Erde. Der Geist gilt ihm als Feuer, ebenso die Seele, welche im Tode erlischt wie eine Flamme. Die Thiere haben weniger feurige Seelen, feuchtere Seelen, die sich von der menschlichen Seele nur graduell unterscheiden: Heraklit vergleicht die Thierseele derjenigen der Betrunkenen, denn durch das Trinken wird die Seele feuchter und nähert sich so der thierischen.[2])

1) E. Rohde, Psyche, Seelenkult und Unsterblichkeitsglaube der Griechen, 2. Aufl., 1898, V. 2, p. 135.

2) Scheitlin, Thierseelenkunde, Stuttgart u. Leipzig 1840, p. 145.

Auch bei denjenigen Philosophen, welche in Folge asiatischen Einflusses die Lehre von der Seelenwanderung vertreten, wird die Thierseele einfach als niedrigere Stufe der menschlichen Seele gedacht. Die Orphiker und die Pythagoräer glauben an eine Unsterblichkeit, lassen die Seele aber zu ihrer Reinigung von neuem in Menschen- und Thierleiber übergehen, bis sie schliesslich in das Reich der reinen Seelen gelangt.[1]) Daraus ergiebt sich, dass die Thierseele lediglich eine unvollkommenere menschliche Seele ist.

Auch bei Empedokles findet man diese Lehre von der Seelenwanderung, da er nicht allein in den Fusstapfen Heraklit's und der ältern Naturphilosophen schreitet, sondern auch von der Pythagoräischen Lehre beeinflusst ist.[2])

Von jetzt an scheiden sich die Wege der griechischen Philosophie, und demgemäss gehen nun auch die Auffassungen der Thierseele weiter aus einander.

Nach der einen Seite geht die Weiterentwicklung der atomistischen Naturphilosophie; sie führt zu einer materialistischen oder, wie wir lieber sagen wollen, monistischen Auffassung der Natur. So findet man auf griechischem Boden einen Demokrit und einen Epikur, später in Rom einen Lucrez. Die christliche Philosophie, welche durch Jahrhunderte hindurch die Magd der Theologie war[3]), hat stets die Vertreter dieser ihr entgegengesetzten Richtung mit Geringschätzung behandelt, so dass die Namen eines Demokrit und Epikur noch heute mit einem gewissen Odium belastet sind. Allein vom Standpunkt der modernen Naturwissenschaft betrachtet, erscheint ihre Philosophie in einem andern Lichte; und wie ihre Moral nicht so schlecht war, wie sie uns von Jugend auf dargestellt wurde, so hat auch ihre Weltanschauung eine höhere Bedeutung, als ihr gewöhnlich zugestanden wird.[4]) Wie Friedrich Albert Lange in seiner berühmten Geschichte des Materialismus berichtet, besteht

1) E. Rohde, l. c., V. 2, p. 161 u. f.

2) E. Rohde, l. c., V. 2, p. 171 u. f. „Empedokles vereinigt in sich in eigenthümlicher Weise die nüchternsten Bestrebungen einer Naturforschung mit ganz irrationalem Glauben und theologischer Speculation".

3) Dass der alte Satz „Philosophia theologiae ancilla" auch heute noch mancherorts zutrifft, dies auszuführen muss ich mir hier versagen.

4) Ich verweise auf die interessante Darstellung der Lehre Demokrit's in dem bekannten Zeller'schen Werke (E. Zeller, Die Philosophie der Griechen, 2. Aufl., V. 1, Tübingen 1856, p. 576—655) und auf die bezügliche Stelle in F. A. Lange's Geschichte des Materialismus.

sogar eine historische Beziehung zwischen jenen alten Atomisten einerseits und der modernen Naturwissenschaft andrerseits, in so fern der Vater der empirischen Forschungsmethode, Baco von Verulam, ausdrücklich auf Demokrit sich stützte und ihn höher stellte als den vom Mittelalter so grenzenlos verehrten Aristoteles.

Für das vorliegende Problem der Thierpsychologie kommt vor allem die epikuräische Schule in Betracht, insbesondere ihre Ausläufer auf römischem Boden, von welchen wir durch das grosse Lehrgedicht des Titus Lucretius Carus, zum Theil auch durch die Schriften des Plutarchus von Chäronea genauere Kenntniss haben. Ganz ähnlich wie moderne Monisten leugnen die Epikuräer die Unsterblichkeit der Seele und fassen die Thierseele als ein der menschlichen Seele ähnliches, nur etwas niederer stehendes Wesen auf. Z. B. leitet Lucrez in Uebereinstimmung mit Epikur die Sprache des Menschen aus den Lautäusserungen der Thiere ab; wie der Molosserhund mannigfache Laute habe, welche seine Gemüthsbewegungen ausdrücken, so hätten die Menschen der Urzeit allmählich die ihnen erfreulich oder gefährlich erscheinenden Dinge durch bestimmte Laute bezeichnet.

Von besonderm Interesse ist die Thierpsychologie des Plutarchus von Chäronea. Zwar gilt dieser vielseitige Schriftsteller in mancher Hinsicht als ein Vertreter des Platonismus[1]; aber er ist eine eclectische Natur und steht in Bezug auf die Thierpsychologie den Epikuräern nahe; wie Dyroff gezeigt hat, ist seine Polemik auf diesem Gebiet gegen die Stoiker gerichtet, welche den Thieren die Vernunft absprachen.[2] Die in Betracht kommenden Schriften sind in Dialogform abgefasst, wobei der eine Redner, welcher eine tiefe Kluft zwischen der menschlichen und der thierischen Seele annimmt, von dem Gegner erfolgreich bekämpft wird, welcher zeigt, dass die Thiere an der Einsicht und an der Tugend Antheil haben, auch zufriedener und glücklicher leben als die Menschen.[3] Plutarchus vertritt also eine hohe Auffassung der Thierseele, d. h. er stellt dieselbe der menschlichen nahe; er fügt viele Angaben zusammen,

1) E. Zeller, Philosophie der Griechen, 3. Theil, 2. Hälfte, 2. Aufl., Leipzig 1868, p. 144 f. R. Volkmann, Leben und Schriften des Plutarch von Chäronea, Berlin 1869.

2) A. Dyroff, Die Thierpsychologie des Plutarchos von Chäronea. Programm des k. neuen Gymnasiums zu Würzburg 1897. Ein Referat über diese Schrift findet man in: Zool. Ctrbl., Jg. 5, 1898, p. 105—108.

3) Volkmann, l. c., p. 81—91; Dyroff, l. c.

welche den Verstand der Thiere, ihr Gedächtniss, ihre Ueberlegung und Vernunft beweisen sollen, ebenso Belege für ihre Tapferkeit, Standhaftigkeit und Gerechtigkeit, ihre Freundschaft, Gatten- und Kinderliebe, ihre Leidenschaften, ihre Lust und ihren Schmerz. Dass die Thiere Vernunft haben, beweist er dadurch, dass sie die Vernunft verlieren können, wenn sie in Tollwuth oder Wahnsinn verfallen: dass die Thiere Verstand haben, belegt er mit zahlreichen Beispielen, welche freilich wie so viele Thiergeschichten des Alterthums meist durch die anthropomorphe Auffassung entstellt sind und oft einen rein anekdotenhaften Charakter haben.[1])

Ich habe bei der Thierpsychologie des PLUTARCHOS ein wenig verweilt, weil ihr Einfluss in der Folgezeit weit verfolgt werden kann, indem sie nicht nur bei spätern römischen Schriftstellern wiederkehrt, wie z. B. bei dem Neuplatoniker PORPHYRIUS,[2]) sondern auch im 16. Jahrhundert durch MONTAIGNE erneuert wurde,[3]) und in Folge dessen auch auf manche Schriftsteller der Aufklärungszeit wirkten konnte, z. B. auf CONDILLAC und auf LEROY[4]), welche hinsichtlich der Auffassung der Thierseele eine ähnliche Stellung einnahmen.

In dieselbe Richtung fällt ein HIERONYMUS RORARIUS im 17. Jahrhundert, ein THOMASIUS JENKIN und die Leipziger Freunde

1) Es liegt z. B. eine anthropomorphe Deutung vor, wenn PLUTARCH von den Elephanten berichtet, dass sie ohne Belehrung zu den Göttern beten, indem sie sich Morgens im Meere reinigen und die aufgegangene Sonne durch Erheben des Rüssels statt der Hand anbeten, oder wenn er sagt, dass die weiblichen Schweine Flusskrebse fressen, um ihren Kopfschmerz los zu werden.

Zuweilen ist falsche Beobachtung mit falscher Deutung combinirt, z. B.: „Die Kraniche stehen bei ihren Nachtwachen auf einem Beine, mit dem andern fassen sie einen Stein, damit die Spannung sie wach erhalte und der Stein bei etwaigem Einschlafen sie aufschrecke.“ Oder: „Wenn die kilikischen Gänse über den Taurus fliegen, nehmen sie aus Furcht vor den Adlern ziemlich grosse Steine in den Mund, um gleichsam ihre Geschwätzigkeit im Zügel zu halten.“

Bei solchen Erzählungen ist nicht die falsche Beobachtung das Wesentliche, denn Aehnliches kommt in der antiken Naturgeschichte sehr oft vor, sondern es ist für uns die anthropomorphe Auffassung beachtenswerth und das Bestreben, den Thieren menschliche Klugheit zuzuschreiben.

2) W. PURPUS, Die Anschauungen des PORPHYRIUS über die Thierseele, Phil. Dissertation, Erlangen 1899.

3) DYROFF, l. c., p. 59. Ferner J. GERDEMANN, Das Thier in der Philosophie MONTAIGNE's, Dissertation, Würzburg 1897.

4) Ch. G. LEROY, Lettres philosophiques sur l'intelligence et la perfection des animaux, 1764.

der Thierseelenkunde im 18. Jahrhundert.[1]) Wie Plutarch sich gegen die Stoiker wandte, welche den Thieren das vernünftige Denken absprachen, so traten die neuern dieser Richtung angehörenden Thierpsychologen der kirchlichen Lehre gegenüber, welche den Thieren nur die Instincte zuerkannte, dem Menschen allein aber die Intelligenz, die Vernunft und den freien Willen zuschrieb.

Im 19. Jahrhundert findet man verschiedene nennenswerthe Schriftsteller, welche in so fern derselben Richtung angehören, als sie ebenfalls die kirchliche Auffassung der Thierseele bekämpfen. Da mag zunächst der durch seine „Thierseelenkunde" (Stuttgart und Leipzig 1840) bekannte Scheitlin erwähnt werden.[2]) Dann ist vor Allen Alfred Brehm zu nennen, der berühmte Verfasser des „Thierlebens"; ihm standen die Thiere seelisch nahe, gerne schrieb er ihnen menschliche Gefühle und menschlichen Verstand zu, und folglich verwarf er die herkömmliche Instinctlehre, welche den Menschen so streng von den Thieren schied.

„Es zeugt von ebenso viel Hochmuth als Unverstand, wenn der Mensch mit hohlem Stolze alle höheren Geistesfähigkeiten für sich beansprucht und dem Thiere nur den unbewussten Trieb, gleichsam nur Ahnung anstatt der Erkenntniss lässt. Noch heut zu Tage leugnen viele Leute nicht nur den Verstand, sondern alle edleren Geistesgaben der Thiere überhaupt, aus demselben Grunde, mit welchem sie behaupten, dass alle Thiere bloss des Menschen wegen erschaffen worden seien. Diese Leute thun dies freilich nicht aus vernünftiger, auf Beobachtung fussender Ueberzeugung, sondern aus Furcht, dass ihr schwankendes Wahngebäude zusammenstürze, wenn sie dem Menschen einen Theil seiner Halbgöttlichkeit nehmen, in dem sie dem Thiere etwas Menschliches zugestehen."

A. E. Brehm (Thierleben, 1. Aufl., 1864, V. 1, p. 27).

Auch die Freidenker unter den Naturforschern, insbesondere Carl Vogt und Ludwig Büchner, wandten sich gegen den Begriff des Instinctes sowohl wie überhaupt gegen die ganze kirchliche Psychologie.[3]) „Einen Instinct in dem gewöhnlichen Sinne eines unbewussten und unwiderstehlichen, nie irrenden und nie abändernden,

1) Scheitlin, Thierseelenkunde, V. 1, p. 176, 184—188, 190f. F. A. Lange, Geschichte des Materialismus, 4. Aufl., p. 181, 340.

2) Scheitlin giebt in der Vorrede als Zweck seines Buches an: „Ich wollte durch meine Ansichten das Thier höher stellen und dem Menschen näher bringen, die zu gross gemachte widernaturgeschichtliche Kluft zwischen Thier und Mensch kleiner machen und Achtung und Liebe zu den niedrigern Wesen lehren und geschichtlich begründen."

3) Vgl. K. Groos, Die Spiele der Thiere, Jena 1896, p. 31—34.

in die Seelen der Thiere absichtlich hineingelegten Naturtriebes giebt es ebenso wenig, wie es eine Lebenskraft oder ein für sich bestehendes Seelenwesen oder angeborene Ideen u. dgl. giebt" (L. Büchner, Kraft und Stoff, 17. Aufl. Leipzig 1892, p. 464.)

Allerdings erkennt Büchner den Instinctbegriff in dem Sinne an, wie ihn Darwin und die neuern Naturforscher verwenden [1]), aber er zeigt doch in seinen thierpsychologischen Schriften überall das Bestreben, die Handlungen der Thiere nicht aus dem Instinct, sondern aus der Ueberlegung und Einsicht abzuleiten.

Alle Schriftsteller, welche den Instinctbegriff verwerfen, stimmen darin überein, dass sie die Handlungen der Thiere möglichst durch den Verstand derselben zu erklären suchen, von welchem sie (besonders hinsichtlich der niedern Thiere) oft eine zu hohe Meinung haben. Das Verdienst dieser Autoren liegt darin, dass sie die geistige Verwandtschaft des Menschen und der Thiere betonen, ihre Schwäche aber beruht darauf, dass sie in Folge des Fehlens des Instinctbegriffes die Thierseele allzu sehr vermenschlichen.

Um zu dem Begriff des Instincts zu gelangen, müssen wir nun wieder in das Alterthum zurückkehren und den andern Zweig der griechischen Philosophie betrachten, welchem der Platonismus und der Stoicismus angehören. Im Gegensatz zu den monistischen Naturphilosophen vertritt Plato die schon von Anaxagoras inaugurirte dualistische Auffassung, sowohl in Bezug auf die kosmologischen wie hinsichtlich der psychologischen Probleme. In den ältern Schriften Plato's findet man die Lehre von der Seelenwanderung [2]), wie sie die Orphiker und Pythagoräer hatten (S. 702). Plato behält aus dieser Lehre den Unsterblichkeitsgedanken bei und betont ihn um so mehr, als er allmählich zu einer

1) Ganz richtig schreibt Büchner: „Die Thiere und der Mensch handeln nach Verstand oder Vernunft und — nach Instinct, wenn man dieses Wort für die ererbten geistigen Dispositionen und Anlagen des Nervensystems beibehalten will; nur mit dem Unterschied, dass das Thier mehr nach Instinct, der Mensch mehr nach Verstand und Ueberlegung handelt; der Unterschied ist kein principieller, sondern nur ein gradweiser" (Kraft u. Stoff, 17. Aufl., p. 465).

2) Rhode (l. c., p. 276) hält es für gewiss, dass Plato die Seelenwanderung in Thiere von den Theologen und Pythagoräern annahm, als ihm die Seele noch nicht als reine Denkkraft galt.

ganz dualistischen Psychologie gelangt.[1]) Die Denkkraft, das Erkennen der Ideen, wird als das Wesentliche der Seele angesehen.[2]) Im Menschen hängt diese göttliche Seele, welche älter ist als der Leib, mit den Trieben des Leibes zusammen, von welchen sie sich erst nach dem Tode befreit und reinigt. Bei dieser Lehre, in welcher man sofort einen Vorläufer der kirchlichen Psychologie erkennt, wird den Thieren das λογιστικόν der Seele, die reine Denkkraft, abgesprochen, es kommt also den Thieren nur ein niederes Triebleben zu, ihre Handlungen sind also aus diesem Triebleben, so zu sagen, aus dem Instinct zu erklären.[3])

Man sieht hier den Anfang jener andern Richtung der Thierpsychologie, welche die Unterschiede zwischen der menschlichen und der thierischen Seele betont und welche zur Ausbildung des Instinctbegriffes führt. In diese Richtung fallen Aristoteles und die Stoiker sowie nachher die christliche Kirchenlehre. Nach Dyroff war schon bei den Stoikern die Grundlage des Instinctbegriffes vorhanden, denn sie schrieben den Thieren vor Allem den Trieb zu (ὁρμή), der die Bewegungen des Thieres zu dem ihm Frommenden leitet. Die Vernunft wurde den Thieren abgesprochen, so dass die ganze Thätigkeit auf der Wahrnehmung und dem darauf folgenden Trieb beruht.[4])

---

1) „Es ist unberechenbar, wie viel Plato's Dialoge zur Kräftigung, Verbreitung und Ausgestaltung des Unsterblichkeitsglaubens gewirkt haben." (E. Rhode, l. c., V. 2, p. 265.)

„Als der bedeutendste Vertreter des metaphysischen Unsterblichkeitsglaubens ist Plato zu betrachten. Er lehrte schon im 4. Jahrhundert v. Chr. jenen vollkommenen Dualismus zwischen Leib und Seele, welcher dann in der christlichen Glaubenslehre zu einem der theoretisch wichtigsten und praktisch wirkungsvollsten Artikel wurde" (Ernst Haeckel, Die Welträthsel, Bonn 1899, p. 228).

2) Aus dieser Auffassung ergab sich in der Folgezeit die hohe Schätzung der Dialektik und die Verachtung der Empirie.

3) Plato gelangte demnach allmählich zu einer schärfern Scheidung zwischen der menschlichen Seele und der Thierseele. „Im Timäus lässt er die Thiere sämmtlich aus frühern Menschen entstehen, wogegen er im Phädrus zwischen ursprünglichen Thierseelen und solchen Seelen unterscheidet, die aus menschlichen Leibern in thierische herab gesunken seien, eben damit aber freilich selbst darauf hinweist, dass aus einer Menschenseele eigentlich nie eine Thierseele werden kann." Zeller, l. c., 2. Theil, p. 552.

4) Nach der Lehre der Stoiker hat die Natur den Thieren mit dem

In der Kirchenlehre des Mittelalters und der neuern Zeit bedeutet der Instinct eine Einrichtung der Natur (determinatio naturae), durch welche das Thier veranlasst wird, das Zweckmässige zu thun, ohne die Zweckmässigkeit der Handlung einzusehen. So schrieb Thomas von Aquin den Thieren bloss sinnliches Erkenntniss- und Strebevermögen zu, keine Intelligenz und keinen freien Willen; er führt die zweckmässigen Instinctanlagen der Thiere auf die Weisheit und Macht eines persönlichen Schöpfers zurück, der dieselben in die Natur der Thiere gelegt hat.[1])

Mit der kirchlichen Auffassung geht häufig die Vorstellung zusammen, dass die Instinctbandlung unbewusst verlaufe. Dies ist eine zwar weit verbreitete, aber ganz unhaltbare Bestimmung. Denn wir können niemals feststellen, was bei einem Thier bewusst, was unbewusst vorgeht. Ich komme auf dieses vermeintliche Merkmal des Instincts unten zurück (S. 717).

Zwei Punkte sind für den kirchlichen Instinctbegriff besonders wichtig, nämlich erstens die strenge Scheidung zwischen der Seele des Menschen und derjenigen der Thiere, und zweitens die Ableitung der Instincte aus der göttlichen Schöpfung. Indem dem Thiere der Instinct zugeschrieben wird, werden ihm Verstand und Vernunft abgesprochen und wird also eine unübersteigliche Schranke zwischen dem Thierreich und der Menschheit errichtet. In dieser Hinsicht steht auch Cartesius der kirchlichen Lehre sehr nahe, da er die Thiere einfach als Automaten bezeichnete. Solche Darstellung

---

Endziel der Vernunft, der Tugend auch den Anfang der Tugend die Vernunft verweigert (Dyroff, l. c., p. 32).

„Bei der Erklärung der unleugbaren Zweckmässigkeit der Handlungen der Thiere nahmen die Stoiker nothgedrungen ihre Zuflucht zur Weltvernunft, die, wie in Allem, so auch im Thiere wirksam ist.“ „Im zweiten Buche der Schrift von Cicero über das Wesen der Götter findet sich eine ganze Reihe von Thiererzählungen mit der vorzugsweise durch Chrysippos ausgebildeten Lehre von der göttlichen Vorsehung, welche die Welt aufs weiseste eingerichtet hat.“ (A. Dyroff, Zur stoischen Thierpsychologie, in: Blätter f. d. Gymnasialschulw., Jg. 33 u. 34, 1897.)

1) Citirt nach Wasmann, Instinct und Intelligenz im Thierreich, Freiburg i. B. 1897, p. 37.

Es sei hier noch eine von Wasmann citirte ähnliche Definition erwähnt. „Instinctus brutorum nihil aliud est quam operatio phantasiae, determinata ad judicium convenientis aut incommodi, determinansque appetitum ad fugam vel persecutionem. Haec assertio est philosophorum communis.“ Commentarii Coll. Conimbricens. S. J. in 8 libros Physicorum Aristotelis 1592.

begeht schon dadurch einen grossen Fehler, dass die Seele der niedern und der höchsten Thiere in gleicher Weise aufgefasst wird, also die allmähliche Entwicklung des Verstandes in der Thierreihe gänzlich unbeachtet bleibt.

Der Instinct gilt als eingepflanzt bei der Schöpfung, und seine Zweckmässigkeit wird als Beweis für den zwecksetzenden Urheber angesehen, wie schon vorhin gesagt wurde. In demselben Sinne leitet der berühmte Reimarus im 18. Jahrhundert sein Buch über die Kunsttriebe der Thiere[1]) mit den Worten ein: „In den vornehmsten Wahrheiten der natürlichen Religion habe ich die besonderen Absichten Gottes im Thierreiche aus einigen Arten der thierischen Kunsttriebe zu zeigen gesucht."

„Ich zeige aus der Verschiedenheit der Arten des Lebens und ihrer Bedürfnisse, dass alle Kunsttriebe auf die Erhaltung und Wohlfahrt jedes Thieres und seines Geschlechts zielen, und die geschicktesten Mittel für die Bedürfnisse jeder Lebensart zu diesem Zwecke in sich halten. Ich zeige, dass sie nicht in einer Geschicklichkeit bestehen, welche sich die Thiere selbst durch Erfahrung und Vernunft erworben hätten, sondern dass sie angeborene Fertigkeiten sind" (Vorbericht, p. 4). „Eben darin offenbaret sich das Göttliche in der thierischen Natur, dass ihre unedleren Seelenkräfte so weislich determiniret und dadurch so erhöhet sind, dass sie mehr zu ihrem wahren Besten damit ausrichten, als wir Menschen mit allem unserm Denken und Ueberlegen, mit allem Witze und Vernunftschlüssen würden ersonnen und ausgerichtet haben" (Reimarus, l. c., p. 242).

In gleichem Sinne haben sich noch unzählige andere Schriftsteller geäussert, darunter auch manche bedeutende Kenner der Natur. Vielfach wurde mit Recht betont, dass man bei manchen Instincten, wenn man sie wirklich aus der Einsicht des Thieres erklären wollte, einen viel zu hohen Verstand des Thieres voraussetzen würde. Man müsste z. B. der Spinne, welche ihr kunstvolles Netz baut, Kenntnisse in der Mechanik zutrauen, oder der Honigbiene, welche den Zellen ihrer Waben die denkbar günstigste Form des sechsseitigen Prismas giebt, Kenntnisse in der Mathematik zusprechen. Der junge Zugvogel, welcher zum ersten Mal ohne Anleitung die Reise nach dem Süden antritt, müsste etwas von Geographie verstehen und den Unterschied der Klimazonen kennen.

Dieser Gedanke, dass die Zweckmässigkeit der Instincte oft viel

1) Hermann Samuel Reimarus, Allgemeine Betrachtungen über die Triebe der Thiere, hauptsächlich ihre Kunsttriebe. Zum Erkenntniss des Zusammenhangs der Welt, des Schöpfers und unser selbst vorgestellet. 3. Ausg., Hamburg 1773.

weiter geht als die Einsicht des Thieres reichen kann, ist wie von vielen andern so auch von Cuvier betont worden.

„Il existe dans un grand nombre d'animaux une faculté différente de l'intelligence, c'est celle qu'on nomme instinct. Elle leur fait produire de certaines actions nécessaires à la conservation de l'espèce, mais souvent tout à fait étrangères aux besoins apparents des individus, souvent aussi très-compliquées, et qui, pour être attribuées à l'intelligence, supposeraient une prévoyance et des connaissances infiniment supérieures à celles qu'on peut admettre dans les espèces qui les exécutent. Ces actions, produites par l'instinct, ne sont pas non plus l'effet de l'imitation, puisque les individus qui les pratiquent ne les ont souvent jamais vu faire à d'autres: elles ne sont point en rapport avec l'intelligence ordinaire, mais deviennent plus singulières, plus savantes, plus désintéressées, à mesure que les animaux appartiennent à des classes moins élevées, et, dans tout le reste, plus stupides. — Ainsi, les abeilles ouvrières construisent, depuis le commencement du monde (!) des édifices très-ingénieuses éxécutés d'après la plus haute géométrie, et destinés à loger et à nourrir une postérité qui n'est pas même la leur. Les abeilles et les guêpes solitaires forment aussi des nids très-compliqués, pour y déposer leur oeufs. Il sort de cet oeuf un ver qui n'a jamais vu sa mère, qui ne connaît pas la structure de la prison où il est infermé, et qui, une fois métamorphosé, en construit cependant une parfaitement semblable pour son propre oeuf.“ [1])

Unter den neuern Schriftstellern, welche denselben Standpunkt einnehmen, hebe ich den Ornithologen Altum und den Entomologen Wasmann hervor. Ersterer zeigte, dass das Leben der Vögel durch eine Reihe von Instincten geleitet wird; mit Geschick bekämpft er die Meinung derjenigen, welche die Thätigkeiten der Vögel dadurch verständlich zu machen suchten, dass sie diesen Thieren einen menschenähnlichen Verstand zuschrieben. „Das Thier besitzt nur sinnliche Vorstellungsverbindungen, aber kein geistiges Abstractionsvermögen, es denkt nicht, reflectirt nicht, setzt nicht selbst Zwecke, und wenn es dennoch zweckmässig handelt, so muss ein Anderer für dasselbe gedacht haben“ (Altum, Der Vogel und sein Leben, 6. Aufl., 1898, Einleitung, p. 7).

Ganz ähnlich sind die Anschauungen eines hervorragenden Kenners der Ameisen und Ameisengäste, Erich Wasmann.[2]) Als Mitglied des Jesuitenordens nimmt er den Standpunkt der traditionellen Kirchenlehre ein und beruft sich vielfach auf kirchliche

1) Citirt in E. de Tarade, Education du chien, Paris 1866, p. 16.

1) E. Wasmann, Instinct und Intelligenz im Thierreich, Freiburg i. B. 1897, und: Vergleich. Studien über das Seelenleben der Ameisen und der höhern Thiere, Freiburg i. B. 1897.

Autoritäten. Er leitet die Thätigkeiten der Thiere ausschliesslich aus den Instincten ab, wobei er aber den Begriff des Instinctes weiter fasst als die meisten andern Autoren zu thun pflegen. Er schreibt den Thieren ein „sinnliches Gedächtniss", ein „sinnliches Vorstellungsvermögen" zu, aber keine Intelligenz; dabei versteht er unter Intelligenz nur solche geistige Thätigkeit, bei welchen „ein subjectives Zweckbewusstsein vorhanden ist und formelles Schlussvermögen sich zeigt". Auf Grund dieser Begriffsbestimmungen[1]) kommt er zur Bestätigung der alten Lehre, dass die Thiere nur durch Instincte geleitet werden, während der Mensch allein Intelligenz besitzt. „Der Mensch steht durch seine Vernunft und Freiheit unermesslich hoch über dem vernunftlosen Thiere, das seinen sinnlichen Trieben ohne Ueberlegung folgt und folgen muss; durch die geistige Seele wird er zum Ebenbilde des höchsten, des unerschaffenen Geistes, zum Ebenbilde Gottes, seines Schöpfers."

Alle diese Schriftsteller betonen mit Recht die angeborene Vollkommenheit vieler Instincte und die weit über die Einsicht des Thieres gehende Zweckmässigkeit der meisten instinctiven Handlungen. Manche der auf diesem Standpunkt stehenden Forscher haben auf einzelnen Gebieten sehr brauchbare Beobachtungen gemacht, indem sie die Instinctbethätigung genau beschrieben, ohne die menschliche verstandesmässige Denkweise in die Thiere hineinzudeuten. In so fern sie aber für die Zweckmässigkeit der Instincte direct eine metaphysische Begründung vorbrachten, erwiesen sie sich nicht als Naturforscher; denn für letztere besteht die Pflicht, immer nach den natürlichen Ursachen zu suchen. Nicht dem Glauben an metaphysische Ursachen, sondern dem Forschen nach den natürlichen Bedingungen und nach dem gesetzmässigen Verlauf der Erscheinungen hat die Naturwissenschaft ihre Erfolge zu verdanken.

An die eben besprochene theologisch-philosophische Auffassung des Instinctbegriffes lässt sich die vitalistische leicht anschliessen. Ich will als Vertreter des Vitalismus einen der grössten Physiologen anführen, Johannes Müller. In ganz ähnlicher Weise wie die

1) Die Begriffsbestimmungen bei Wasmann beruhen, wie man sieht, auf subjectiven Merkmalen. Da ich der Ansicht bin, dass man die Begriffe der Thierpsychologie auf objective Merkmale gründen muss (vgl. S. 718), ist für mich eine Erörterung über die Wasmann'schen Begriffe ganz zwecklos.

genannten Autoren die Instincte aus der göttlichen Vernunft erklären, leitet er dieselben aus der „Lebenskraft" her.

„In einer gewissen Classe von Erscheinungen greift die zweckmässig wirkende allgemeine Lebenskraft eines thierischen Geschöpfes selbst in den Process des Seelenlebens bestimmend ein, erzeugt Reihen von Vorstellungen, wie Träume, und bestimmt zum bewussten Handeln, das sind die instinctmässigen Handlungen. Die Biene muss den ihr traumartig vorschwebenden Typus der Bienenzellen realisiren, ein Thier muss Wohnungen, Gespinnste bauen, ganz so wie seine Vorgänger, singen wie diese und wandern wie sie, seine Brut beschützen mit Leidenschaften, die erst durch das Geschäft der Generation entstehen. Der Anstifter von diesen durch die Seele ausgeführten, aber nicht von der Seele concipirten Vorstellungen ist die Organisationskraft, die erste Ursache eines Geschöpfes, die Gleiches aus Gleichem schafft, derselbe Baumeister, der alle Organe zweckmässig bildet." (JOH. MÜLLER, Handbuch der Physiologie des Menschen, Coblenz 1840, p. 515.)

„Es ist bewunderungswürdig, wie der Instinct den Thieren Fähigkeiten, Fertigkeiten und Anschauungen mittheilt, die wir auf dem mühsamen Wege der Erfahrung und Erziehung uns erwerben müssen" (p. 108).

„Aus den instinctartigen Handlungen sehen wir, dass die nach ewigem Gesetz für einen bestimmten Zweck wirkende Kraft, dieses nicht in unser Bewusstsein fallende göttliche Denken (um im Sinne SPINOZA's zu reden) auch über die Entstehung und Organisation der organischen Wesen hinaus thätig ist und auf die willkürlichen Handlungen Einfluss hat" (l. c., p. 107).

Wohl erkennt man bei JOHANNES MÜLLER das Streben nach einer natürlichen Erklärung; aber die Zweckmässigkeit der Instincte führte ihn zu der Annahme einer zweckthätigen Kraft. Bis zum Auftreten DARWIN's hielt man es für unmöglich, die Zweckmässigkeit der Organisation aus natürlichen Ursachen zu erklären.

Mit der Lehre DARWIN's beginnt für die Kenntniss der organischen Welt eine neue Zeit. Auch die Instinctfrage erfuhr eine andere Beleuchtung. DARWIN bekämpfte die Instinctlehre keineswegs, er machte vielmehr von dem Instinctbegriff einen ausgiebigen und fruchtbaren Gebrauch. Er führt den Instinct auf die ererbte Organisation des Nervensystems zurück („implies some inherited modification of the brain"). Für DARWIN dient der Instinctbegriff nicht zur Trennung zwischen dem Thier und dem Menschen, wie es in der Kirchenlehre der Fall war, sondern gerade zur Verbindung des Menschen mit dem Thierreiche. Wohl ist das Thier durch die Instincte beherrscht, aber man findet daneben schon die individuelle Erfahrung, die Thätigkeit des Verstandes, welche in der

Thierreihe allmählich eine immer höhere Bedeutung gewinnt. Beim Menschen ist die Intelligenz am höchsten ausgebildet und treten dem gemäss die Instincte zurück; aber letztere liegen noch in der Tiefe seiner Seele, sie zeigen sich in den Trieben und in den Leidenschaften. Auch der Ausdruck der Gemütsbewegungen hat eine instinctive Grundlage, was Darwin durch den Vergleich mit den thierischen Ausdrucksbewegungen eingehend darlegt.

Die Zweckmässigkeit der Instincte, welche am meisten zu der metaphysischen Herleitung Anlass gab, fand durch Darwin's Selectionslehre eine natürliche Erklärung. Gerade weil die Instincte für das Leben des Individuums oder für die Erhaltung der Art von Nutzen sind, unterliegen sie der natürlichen Zuchtwahl. Z. B. erklären sich in dieser Weise die sehr zahlreichen und oft erstaunlich fein ausgebildeten Instincte der Fortpflanzung und der Brutpflege; denn jede Vervollkommnung dieser Instincte begünstigte die Erhaltung der Brut, jede Unvollkommenheit hatte den Untergang der Nachkommenschaft zur Folge.

Wie die Instincte mit der körperlichen Organisation zusammenhängen, mit dem Vorhandensein bestimmter Sinnesorgane, Nervenbahnen und motorischen Apparate, so kann auch ihre Zweckmässigkeit nach denselben Principien erklärt werden wie die Zweckmässigkeit des Auges, des Ohres und aller andern wunderbar zweckmässigen Organe des Körpers.[1])

Hinsichtlich des Ursprungs der Instincte lässt Darwin zwei Möglichkeiten offen. Ein Theil derselben ist unabhängig von der Verstandesthätigkeit lediglich nach den Gesetzen der Variation und der natürlichen Zuchtwahl aus Reflexen hervorgegangen, ein andrer Theil ist nach dem Princip der Vererbung erworbener Eigenschaften als erblich gewordene Verstandesthätigkeit aufzufassen.

„Wenn sich nachweisen lässt, dass Instincte, wenn auch noch so wenig, variiren, dann kann ich keine Schwierigkeit für die Annahme sehen, dass natürliche Zuchtwahl auch geringe Abänderungen des Instinctes erhalte und durch beständige Häufung bis zu einem vortheilhaften Grade vermehre. In dieser Weise dürften, wie ich glaube, alle die com-

1) Was die manchmal bestrittene Geltung der Darwin'schen Selectionslehre betrifft, verweise ich auf die Abhandlung von L. Plate, Die Bedeutung und Tragweite des Darwin'schen Selectionsprincips. 2. Aufl. 1903, sowie auf meine Schrift: Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie, Jena 1902 p. 15—17 u. 35—43.

plicirtesten und wunderbarsten Instincte entstanden sein. Wie Abänderungen im Körperbau durch Gebrauch und Gewohnheit veranlasst und verstärkt, dagegen durch Nichtgebrauch verringert und ganz eingebüsst werden können, so ist es zweifelsohne auch mit den Instincten der Fall gewesen. Ich glaube aber, dass die Wirkungen der Gewohnheit von ganz untergeordneter Bedeutung sind gegenüber den Wirkungen der natürlichen Zuchtwahl." (Entstehung der Arten, Deutsche Uebersetzung von J. V. CARUS, 6. Aufl., 1876, Cap. 8, p. 289 controlirt nach der 1. Auflage des englischen Textes).

„Manche auf Intelligenz beruhende Handlungen, welche durch mehrere Generationen hindurch ausgeführt wurden, werden erblich und instinctiv, so z. B. wenn Vögel auf oceanischen Inseln eine instinctive Furcht vor den Menschen erwerben. Solche Thätigkeiten steigen so zu sagen auf eine niedrigere Stufe herab, indem sie nicht weiter auf Grund der Einsicht und Erfahrung ausgeführt werden. Aber die grösste Zahl der complicirten Instincte scheint in einer ganz andern Weise entstanden zu sein, nämlich durch die natürliche Zuchtwahl unter den Variationen einfacherer Instincte. Diese Variationen entstehen in Folge unbekannter Umstände, welche die Organisation des Gehirns beeinflussen, ebenso wie sie kleine Variationen und individuelle Verschiedenheiten an andern Theilen des Körpers hervorrufen können; da wir diese Ursachen nicht kennen, pflegen wir zu sagen, dass die Variationen spontan auftreten. Wir können, glaube ich, in Bezug auf den Ursprung der complicirtesten Instincte zu keinem andern Schluss kommen, wenn wir die merkwürdigen Instincte der sterilen Arbeiterinnen der Ameisen und Bienen betrachten, welche gar keine Nachkommen hinterlassen, auf welche sich Erfahrungen oder erworbene Gewohnheiten hätten vererben können." [1])

In ähnlichem Sinne äussert sich DARWIN in der nachgelassenen Schrift über den Instinct, welche in dem Buche von ROMANES veröffentlicht ist.[2]) „Es ist für meine Auffassung viel befriedigender, wenn ich dem jungen Kuckuck, der seine Pflegegeschwister aus dem Nest wirft, die Ichneumoniden-Larven, welche ihre Opfer bei lebendigem Leibe aufzehren, die Katze, welche mit der Maus, die Fischotter, welche mit lebenden Fischen spielt, nicht als Beispiel von Instincten zu betrachten brauche, die dem Thiere vom Schöpfer verliehen worden sind, sondern wenn ich sie als einzelne Aeusserungen des einen allgemeinen Gesetzes beurtheilen darf, das zum Fortschritt aller organischen Wesen führt, — des Gesetzes: Mehret euch, verändert euch, die Starken seien dem Leben geweiht, die Schwachen dem Tode".

Von den beiden Möglichkeiten, welche DARWIN für die Entstehung von Instincten offen liess, betonte ERNST HAECKEL hauptsächlich die eine, nämlich die Vererbung individueller Erfahrung,

1) Uebersetzung nach der 2. engl. Ausgabe (The descent of man 2. ed., London 1890, p. 67 u. 68).

2) G. J. ROMANES, Die geistige Entwicklung im Thierreich, Deutsche Ausgabe, Leipzig 1885, p. 437.

wobei freilich die Erklärung durch Selection keineswegs ausgeschlossen wurde.[1])

„Wir müssen die Instincte wesentlich als Gewohnheiten der Seele auffassen, welche durch Anpassung erworben und durch Vererbung auf viele Generationen übertragen und befestigt sind. Die Instincte verhalten sich demgemäss ganz wie andere Gewohnheiten, welche nach den Gesetzen der gehäuften Anpassung und der befestigten Vererbung zur Entstehung neuer Functionen und somit auch neuer Formen ihrer Organe führen; hier wie überall geht die Veränderung der Functionen Hand in Hand mit derjenigen ihrer Organe." „Die Instincte werden bekanntermaassen vererbt; allein auch die Erfahrungen, also neue Anpassungen der Thierseele werden vererbt; und die Abrichtung der Hausthiere zu verschiedenen Seelenthätigkeiten, welche die wilden Thiere nicht im Stande sind auszuführen, beruht auf der Möglichkeit der Seelenanpassung. Solche Anpassungen, welche erblich durch eine Reihe von Generationen sich übertragen hatten, erschienen schliesslich als angeborene Instincte, und doch waren sie von den Voreltern der Thiere erst erworben. Hier ist die Dressur durch Vererbung in Instinct übergegangen. Die charakteristischen Instincte der Jagdhunde, Vorstehhunde, Schweisshunde, Schäferhunde und andrer Hausthiere, welche sie mit auf die Welt bringen, sind ebenso wie die Naturinstincte der wilden Thiere von ihren Voreltern erst durch Anpassung erworben worden." (Ernst Haeckel, Natürl. Schöpfungsgeschichte, 9. Aufl., 1898, p. 777.)

Eine ganz ähnliche Auffassung findet man bei dem bekannten Physiologen Preyer, welcher den Instinct als „vererbtes Gedächtniss" bezeichnete. Auch der Zoologe Eimer betonte die Vererbung der im individuellen Leben erworbenen Eigenschaften und erklärte daher den Instinct als „vererbte Gewohnheitsthätigkeit". Bei solcher Auffassung hält man eine scharfe Scheidung zwischen dem Instinct und der Gewohnheit nicht für nöthig. So schrieb Wundt: „Bewegungen, welche ursprünglich aus einfachen oder zusammengesetzten Willensakten hervorgegangen, dann aber während des individuellen Lebens oder im Laufe einer generellen Entwicklung vollständig oder theilweise mechanisirt worden sind, nennen wir Instincthandlung" (Vorlesungen über die Menschen- und Thierseele, 2. Aufl., 1892, p. 422).

Dieser Lamarck'schen Erklärung der Instincte trat Weismann entgegen, zuerst in dem 1883 erschienenen Vortrag „Ueber die Vererbung", welcher meiner Ansicht nach zu den wichtigsten Schriften

1) In einem seiner neuesten Werke hebt Haeckel die Bedeutung der Darwin'schen Instinctlehre hervor und berücksichtigt dabei auch die Erhaltung und Ausbildung der Instincte durch die natürliche Selection. (Ernst Haeckel, Die Welträthsel, Bonn 1899, p. 121 und 142.)

dieses Forschers und Denkers gehört, da hier die Grundgedanken des spätern theoretischen Aufbaus seiner Lehre in einfachster Form ausgesprochen sind. Hier findet man bezüglich der Instincte eine klare Absage an den Lamarckismus und zugleich die Ableitung der Instincte aus Keimesvariationen, welche der Selection unterliegen.

„Die Entstehung und Abänderung der Instincte denkt man sich gewöhnlich von der Uebung gewisser Muskelgruppen und Nervenbahnen während des Einzellebens abhängig, und von allmählicher Steigerung des Uebungsgrades durch Vererbung der Uebungsresultate von einer Generation auf die andere. Ich halte dies für durchaus nicht richtig, sondern glaube, dass alle Instincte rein nur durch Selection entstehen, dass sie nicht in der Uebung des Einzellebens, sondern in Keimesvariationen ihre Wurzel haben."

Weismann führt die zahlreichen Instincte an, welche nur ein einziges Mal im Leben des Thieres zur Ausübung gelangen, bei welchen also eine Vervollkommnung durch Uebung ganz ausgeschlossen ist, wie z. B. beim Hochzeitsflug der Bienenkönigin, bei der oft so zweckmässig geregelten Ablage der Insecten, bei den kunstvollen Gespinnsten der Raupen u. s. w. Er geht auch auf das viel citirte Beispiel der Jagdhunde ein und zeigt, dass ihre angeborenen Fähigkeiten auf einem ererbten Reflexmechanismus beruhen, welcher nicht durch Vererbung der Dressur, sondern durch die Auslese der für den gewünschten Zweck geschicktesten Individuen entstanden ist.

In seinen „Vorträgen über Descendenztheorie", welche nahezu zwanzig Jahre später erschienen, hat sich Weismann ausführlicher, aber ganz in demselben Sinne über die Instinctfrage ausgesprochen (V. 1 p. 159—181 und V. 2 p. 80—87).

„Da Instincte auf materiellen Hirnmechanismen beruhen, die variabel sind wie jeder andere Theil des Körpers, und da sie ferner nothwendig sind für die Erhaltung der Art, und bis ins Einzelste angepasst den Lebensumständen, so steht Nichts im Wege, sie in ihrer Entstehung und Umgestaltung auf Selectionsprocesse zu beziehen." „Man hat geltend gemacht, dass Dressur z. B. bei Hunden sich vererben könne, dass der junge Vorstehhund noch ungelehrt vor dem Wild stehen bleibe, der junge Schäferhund von selbst die Schafheerde umkreise und belle, ohne zu beissen. Man vergisst dabei nur, dass diese Rassen nicht nur unter dem Einfluss der künstlichen Züchtung des Menschen entstanden sind, sondern dass sie heute noch scharf selectirt werden." „Man glaube auch nicht, dass die Gewohnheit des Vorstehhundes thatsächlich auf Dressur beruhe, sie ist

nur bei jedem einzelnen Thier verstärkt durch die Dressur, sie beruht aber auf der angebornen Neigung, das Wild anzuschleichen, also auf einer Variation des Raubinstincts. Der Mensch hat sie benützt und durch Züchtung gesteigert, aber keineswegs in die Rasse hinein geprügelt. Und ähnlich wird es sich bei aller sogenannten Vererbung von Dressuren verhalten" (l. c., V. 2, p. 82 u. 83).

Man sieht, dass die Weismann'sche Lehre, nach welcher die im individuellen Leben erworbenen Eigenschaften sich nicht vererben, bei dem Instinctbegriff wie bei vielen andern Problemen von weitgehender Bedeutung ist. Sie führt zu einer klaren Trennung zwischen den ererbten und den individuell erworbenen Eigenschaften, also bei der vorliegenden Frage zu einer scharfen begrifflichen Scheidung zwischen dem Instinct und der Gewohnheit.

Meine Auffassung des Instincts, wie ich sie in den Jahren 1892 und 1900 ausgesprochen habe, steht auf dem Boden der Weismann'schen Lehre, in so fern ich ebenfalls auf die Erklärung im Sinne Lamarck's verzichte, demnach die Instincte nicht aus der hypothetischen Vererbung erworbener Erfahrungen, Kenntnisse oder Gewohnheiten ableite. Ich stelle die Instincte mit den Reflexen zusammen, wie dies schon Herbert Spencer, zum Theil auch Darwin gethan haben. Nach dem Darwin'schen Selectionsprincip erklärt sich die Zweckmässigkeit der Instincte dadurch, dass unter den zahlreichen Variationen der Instinctanlagen diejenigen ausgewählt wurden, welche für das Bestehen der Art die nützlichsten waren. Ich stimme also in Bezug auf das Wesen der Instincte und die Entstehung derselben völlig mit Weismann überein. — Allein man findet in meinen Schriften [1]) noch andere Erörterungen, nämlich erstens die bestimmte Ablehnung des Bewusstseins als vermeintlichen Unterscheidungsmerkmals zwischen Instinct und Verstand, zweitens die Betonung der objectiv feststellbaren Unterscheidungsmerkmale zwischen instinctiven und verstandesmässigen Handlungen, drittens endlich die Ausführungen über die histologische Grundlage des Instincts und den Unterschied der ererbten und der erworbenen Bahnen.

Was das Erste betrifft, wende ich mich in bestimmtester Weise

1) H. E. Ziegler, Ueber den Begriff des Instincts, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. 1892, p. 122—136.

—, Theoretisches zur Thierpsychologie und vergleichenden Neurophysiologie, in: Biol. Ctrbl., V. 20, 1900, p. 1—16.

—, La base cytologique de l'instinct et de la mémoire, in: Trav. Lab. Inst. Solvay, V. 3, 1900, p. 1—20.

gegen den so oft unternommenen Versuch, die Trennung zwischen instinctiven und verstandesmässigen Handlungen auf den Unterschied unbewusster und bewusster Handlungen zurückzuführen. Ein Merkmal dieser Art muss schon aus dem methodologischen Grunde für gänzlich verfehlt gelten, weil wir bei Thieren durchaus nicht entscheiden können, welche Handlungen mit Bewusstsein und welche ohne Bewusstsein ausgeführt werden. Ebenso wenig können wir entscheiden, ob einem Thier bei seiner Thätigkeit der Zweck seiner Handlung bewusst ist oder nicht. Trotzdem giebt es immer wieder Autoren, welche den Begriff des Instincts darauf begründen wollen, dass „der Zweck der Handlung dem Individuum nicht bewusst ist". Jede derartige Verbindung des Instinctbegriffes mit Merkmalen der innern Erfahrung führt meiner Ansicht nach zur Unklarheit und zu nutzlosem Streit. Aber viele Psychologen haben eine Vorliebe für die subjectiven Merkmale und wollen gerade die Bewusstseinsfrage in den Vordergrund stellen.[1]) Meistens geschieht dies deswegen, weil das Problem des Bewusstseins gewöhnlich die Staffel bildet, auf welcher man zu allerlei Mystik gelangen kann.

Es ist um so weniger nöthig, subjective Merkmale in den Instinctbegriff hinein zu ziehen, als ja objective Merkmale desselben genügend vorhanden sind. Ich habe dies schon in einer frühern Veröffentlichung (1890) dargelegt. Das einfachste Merkmal der instinctiven Handlung ist das, dass sie von allen normalen Individuen in fast derselben Weise ausgeführt wird, während die auf dem Verstand und der Gewohnheit beruhenden Handlungen bei den Einzelnen je nach ihrer individuellen Erfahrung verschieden sind. Falls der Instinct nur in unvollkommener Form, nämlich als Trieb, vorhanden ist, tritt wenigstens dieser Trieb bei allen normalen Individuen im gleichen Lebensalter in ähnlicher Weise auf. Ein anderes Kennzeichen des Instincts liegt darin, dass die Handlung nicht erlernt zu werden braucht, ja bei den vollkommenen Instincten nicht einmal der Uebung bedarf. Bei den weniger vollkommenen Instincten muss allerdings noch einige Einübung hinzukommen, und

1) Manche Psychologen behaupten sogar, dass nur das als psychisch zu bezeichnen sei, was bewusst ist. Selbstverständlich ist diese Definition in der Thierpsychologie und auch in der Psychologie des Kindes ganz unbrauchbar. Sie ist aber auch überhaupt unzutreffend, denn die wichtigsten psychischen Vorgänge verlaufen unbewusst, und nur das Resultat tritt jeweils in das Bewusstsein.

bei den unvollkommenen Instincten (Trieben) hängt die Ausführung der Handlung in erheblichem Maasse von der Erfahrung, Uebung und Gewohnheit ab. In Folge dessen ist dieses zweite Kennzeichen des Instincts nicht so einfach zu gebrauchen wie das erstere.[1]) — Von den Reflexen unterscheiden sich die Instincte nur durch die grössere Complicirtheit, insbesondere dadurch, dass sie nicht nur eine Thätigkeit eines Organes, sondern Handlungen des ganzen Individuums bedingen.

Der Begriff des Instincts, wie ich ihn damals (1890) ausgeführt habe, deckt sich mit demjenigen, welchen C. Lloyd Morgan in seinem wichtigen experimentellen Werke „Habit and Instinct" (London 1896) zu Grunde gelegt hat.

„Instincts are congenital, adaptive, and co-ordinated activities of relative complexity, and involving the behaviour of the organism as a whole. They are similarly performed by all like members of the same more or less restricted group, under circumstances which are either of frequent recurrence or are vitally essential to the continuance of the race. They are to be distinguished from habits which owe their definiteness to individual acquisition and the repetition of individual performance" (l. c., p. 27).

Schliesslich müssen wir das Instinctproblem von der histologischen Seite betrachten. Wie jeder Denker die verschiedenen Gebiete seines Wissens durch Reflexion in Beziehung setzen muss, so ist es für den Naturforscher eine nothwendige Aufgabe, seine psychologischen Begriffe mit den histologischen Befunden in Verbindung zu bringen. Denn es geht aus zahlreichen Thatsachen hervor, dass das psychische Leben nichts Anderes als die Function des Nervensystems ist.

Durch die Fortschritte der histologischen Technik, insbesondere durch die Golgi-Methode und die Methylenblau-Methode ist man in neuester Zeit zu einer viel genauern Kenntniss des Baues der nervösen Centralorgane gelangt. Die functionirenden Elemente des Centralnervensystems sind bekanntlich die Neurone, Zellen mit kurzen und langen Fortsätzen, welche meist in feinverzweigte Endbäumchen auslaufen. Die Anordnung dieser Zellen ist aus den

1) In dem Buche von Karl Groos über die Spiele der Thiere (Jena 1896) wird sehr gut dargelegt, dass bei jungen Thieren eine spielende Thätigkeit sich dann zeigt, wenn eine instinctive Anlage noch der Vervollkommnung durch Uebung und Erfahrung bedarf. Die Instincte können also in verschiedenem Grade ausgebildet sein, und sie treten zurück in dem Maasse, als die verstandesmässigen Thätigkeiten an Bedeutung gewinnen.

histologischen Lehrbüchern und den neurologischen Specialwerken zu ersehen. Durch die genannten Fortsätze treten die Neurone mit einander in Verbindung, manchmal in der Weise, dass das Endbäumchen des Fortsatzes der einen Zelle den Körper einer andern Zelle umspinnt, meist aber in der Art, dass die feinen Endverzweigungen der Zellen mit einander in Verbindung treten (sei es per contiguitatem oder per continuitatem). Ferner ist nachgewiesen, dass im Zellkörper der Neurone Differenzirungen bestehen können, in dem Sinne, dass Bahnen (Neurofibrillen) innerhalb der Zelle von einem Fortsatz zum andern gehen.[1]) In welcher Weise eine Erregung, die auf einer sensiblen Bahn in das Centralorgan gelangt, in diesem weiterschreitet, hängt also davon ab, wie die Fortsätze der Neurone verbunden sind und welche Leitungswege innerhalb der betreffenden Neurone bestehen.

Es sind also die Bahnen im Centralnervensystem, von welchen das Verhalten des Thieres unter allen Umständen abhängt. Wir verstehen dabei unter Bahnen alle die Wege, welche in den nervösen Centralorganen für den Verlauf der von den Sinnesorganen kommenden Erregungen vorgezeichnet sind, wobei diese Wege, wie eben gesagt wurde, sowohl durch die Verbindungen der Zellen als auch durch die Differentiationen innerhalb der Zellen dargestellt werden.

Die Entstehung solcher Bahnen kann durch die Vererbung bestimmt sein, d. h. aus dem Mechanismus der Embryonalentwicklung sich ergeben. Andrerseits können solche Bahnen bei dem Individuum in Folge seiner Sinneseindrücke ausgebildet werden. Wir müssen also unterscheiden zwischen ererbten Bahnen und erworbenen Bahnen. Es ist dies im Grunde derselbe Unterschied wie derjenige, welchen Weismann durch die Trennung der blastogenen und der somatogenen Eigenschaften des Organismus zum Ausdruck gebracht hat. Da die Reflexe und

1) Die Fibrillen in den Ganglienzellen waren schon von manchen ältern Forschern, z. B. von Max Schultze (1871), beobachtet, wurden aber von neuern Untersuchern mittels besserer Methoden genauer und sicherer erkannt. Ich verweise hauptsächlich auf die Schriften von A. Bethe, Ueber die Primitivfibrillen in den Ganglienzellen vom Menschen und andern Wirbelthieren, in: Morph. Arb., V. 8, 1898. — Ueber die Neurofibrillen in den Ganglienzellen von Wirbelthieren etc., in: Arch. mikrosk. Anat., V. 55, 1900. — Hinsichtlich der Neuronenlehre ist dazu die Schrift von Hoche, Die Neuronenlehre und ihre Gegner, Berlin 1899, zu vergleichen.

Instincte ererbte Fähigkeiten des Organismus sind, beruht ihre Existenz auf den ererbten Bahnen, während das Gedächtniss und die Verstandesthätigkeit mit der Bildung erworbener Bahnen zusammenhängen.

Diesen schon in meiner ersten Publication (1890) enthaltenen Gedanken habe ich in der zweiten Schrift (1900) weiter ausgeführt, wobei die ererbten Bahnen als kleronom, die erworbenen als enbiontisch bezeichnet wurden. Ebenda habe ich an einem Beispiel gezeigt, wie man sich die Bildung enbiontischer Bahnen vorstellen kann. — Von dem Verhalten der Neurone in Bezug auf die Ausbildung und Rückbildung der enbiontischen Bahnen hängen, wie ich dort zeigte, die wichtigsten psychologischen Vorgänge ab. Zunächst die Merkfähigkeit, d. h. die Fähigkeit im Centralorgan von Sinneseindrücken eine Spur zu bewahren (Bildung enbiontischer Bahnen). Sodann das Gedächtniss, also das Vorhandensein zahlreicher enbiontischer Bahnen. Ferner die Erinnerung, d. h. die Erregung in einigen dieser Bahnen, welche das Erinnerungsbild hervorruft. Endlich das Vergessen, welches auf dem allmählichen Verschwinden enbiontischer Bahnen beruht.

Die Physiologen sind längst gewöhnt, die Reflexe aus dem Vorhandensein einer durch mehrere Zellen gehenden Reflexbahn zu erklären, welche natürlich als eine ererbte Eigenschaft des Organismus zu denken ist. Es kann meines Erachtens keine Schwierigkeit machen, die Instincte in derselben Weise aufzufassen. Es ist ja kein wesentlicher Unterschied, sondern nur eine graduelle Verschiedenheit, wenn zur Erklärung der Instincte ein etwas complicirteres System ererbter Bahnen angenommen werden muss.

Während also über die Existenz kleronomer Bahnen kein Streit besteht, beruht die Lehre von den enbiontischen Bahnen auf einem neuern Gedanken, gegen welchen sich manche Physiologen und Neurologen noch ablehnend verhalten. Die Annahme enbiontischer Bahnen zwingt zu der Vorstellung, dass gewisse Neurone im Leben ihre Form und ihre Structur in Folge der Reize zu modificiren vermögen, also eine gewisse Plasticität besitzen. Obwohl diese Hypothese nicht durch directe Beobachtung bewiesen werden kann, hat sie doch die grösste Wahrscheinlichkeit für sich. Zu Gunsten der Plasticität der Neurone habe ich in frühern Schriften schon das Urtheil verschiedener Histologen und Neurologen angeführt, insbesondere Kölliker, Rabl-Rückhard, Tanzi, Lépine, Demoor und Stefanowska. Neuerdings bin ich darauf aufmerksam geworden, dass auch einer der berühmtesten

Kenner des Nervensystems sehr bestimmt für diese Lehre eintritt, nämlich S. Ramon y Cajal.

In einem sehr bemerkenswerthen Artikel, in welchem er die allgemeinen Resultate seiner vieljährigen Studien zusammenfasste [1]), schrieb dieser Forscher Folgendes. „Der Mechanismus des Wachsthums (der Neurone der Grosshirnrinde) ist vielleicht derselbe wie bei der Hypertrophie der Muskeln. Von der Zeit ab, da die Nervenzellen die Fähigkeit, sich zu vervielfältigen, verloren haben, dürfte sich die Hypertrophie ausschliesslich durch Ausdehnung der Zellfortsätze und vielleicht durch Aussprossen neuer vollziehen. Die neugebildeten Fortsätze dürften in der gleichen Richtung wie die dominirenden Nervenströme verlaufen, oder in derjenigen Richtung, in welcher die noch unvollkommene Zellenassociation der Gegenstand wiederholter Erregungen von Seiten des Willens ist." — „Dieser Gedanke, dass vermöge der geistigen Arbeit das System intercorticaler Verbindungen sich modificiren kann, legt uns einige Vermuthungen nahe, welche vielleicht über die Verschiedenheit von Temperamenten und über viele Anomalien des Denkens Licht verbreiten. Während der Epoche der Entwicklung und unter dem zusammenwirkenden Einfluss der Lehrer, Eltern, der Lectüre und der sonstigen Agentien der moralischen Umgebung entfalten sich in dem Gehirn Typen und Arten cellulärer Association, welche für jedes Kind verschieden sind und von welchen im Laufe der Zeit der Charakter und die geistigen Fähigkeiten des Erwachsenen abhängig sind." — „Die Plasticität der Zellfortsätze variirt wahrscheinlich in verschiedenen Lebensaltern: bedeutend beim Jüngling, vermindert sie sich beim Erwachsenen und verschwindet fast ganz im Alter. Dies erklärt die Seltenheit eines Meinungswechsels im Alter, und auf gleiche Weise könnte man den Misoneismus des Alten, der in der Jugend nur ausnahmsweise vorkommt, erklären."

Leider hat die Lehre von der Plasticität der Neurone dadurch an Ansehen eingebüsst, dass der bekannte Embryologe Duval die Hypothese aufstellte, dass im Schlaf die Fortsätze der Zellen eingezogen seien. Diese Meinung ist so wenig bewiesen und hat so wenig Wahrscheinlichkeit für sich, dass ich mich hier nicht mit der Widerlegung derselben zu beschäftigen brauche.

Nach meiner Meinung beruht die Plasticität der Neurone auf kleinen und langsamen Veränderungen (Formveränderungen, insbe-

*) Allgemeine Betrachtungen über die Morphologie der Nervenzelle, in: Arch. Anat. Entw., 1896, p. 194. Diese Schrift ist (in Verbindung mit einer vorhergehenden, l. c., 1893) auch deswegen von besonderm Interesse, weil der Verf. zeigt, dass die psychischen Zellen im Stamme der Wirbelthiere allmählich einen immer complicirtern Bau erhalten und dass in der ontogenetischen Entwicklung dieser Zellen die ältern Stufen wiederholt werden (Biogenetisches Grundgesetz in der Entwicklung der Ganglienzellen der Grosshirnrinde).

sondere Dickenänderungen) an den Verzweigungen der Zellenfortsätze, sowie auf der Bahnung von Wegen innerhalb des Zellkörpers (Bildung oder Verstärkung von Neurofibrillen). Es ist leicht einzusehen, dass schon solche kleine Veränderungen einen andern Verlauf des Erregungsvorgangs zur Folge haben können. Zwar beruht die Erregung wahrscheinlich weniger auf einem elektrischen als vielmehr auf einem chemischen Vorgang, aber es besteht in mancher Hinsicht eine Aehnlichkeit mit elektrischen Vorgängen. Wenn man in einer elektrischen Leitung eine Strecke weit statt eines Drahtes 2 Drähte einschaltet[1]), so ist die Stromstärke in jedem dieser Drähte umgekehrt proportional dem Widerstand. Wie also der elektrische Strom hauptsächlich denjenigen Weg wählt, auf welchem der geringere Widerstand sich befindet, so geht die Erregung in den Neuronen ceteris paribus hauptsächlich auf demjenigen Wege weiter, welcher etwas besser gebahnt ist. Indem sie hindurch geht, trägt sie dann selbst zur bessern Bahnung dieses Weges bei.

Wenn man eingesehen hat, dass die Reflexe und Instincte durch ererbte Bahnen bedingt sind, so muss man unvermeidlich den Schluss machen, dass die Eindrücke im Gedächtniss auf erworbenen Bahnen beruhen, die eine ganz ähnliche histologische Beschaffenheit haben. Ich will dies durch ein Beispiel klar machen und wähle dazu den Gesang der Vögel. Bei den meisten Vogelarten ist der Ruf oder der Gesang durch kleronome Bahnen bestimmt. Jedermann kennt den Ruf des Kuckucks, den Schlag der Wachtel, den auf- und abwirbelnden Gesang der Feldlerche. Bei den meisten Vogelarten ist der Gesang bei allen normalen Individuen männlichen Geschlechts nahezu ganz gleich und das Lied charakterisirt die Art.[2]) Aber bei manchen Vogelarten besteht auch die Fähigkeit Töne oder Strophen zu lernen, die der Vogel gehört hat.[3]) Hier kommen also zu den ererbten auch erworbene Bahnen

1) Man denke an die WHEATSTONE'sche Brücke.

2) Ich verweise auf das hübsche Buch von A. VOIGT, Excursionsbuch zum Studium der Vogelstimmen. Praktische Anleitung zum Bestimmen der Vögel nach ihrem Gesange, 3. Aufl., Dresden 1903.

3) „Solche Recitatoren oder Spottvögel, welche in ihren natürlichen Gesang die Stimmen anderer Vögel hineinflechten, sind beispielsweise die Würger, der Staar, das Braunkehlchen, der Gartenrothschwanz, die Spottdrossel, der Gartenlaubvogel, der Schwarzkopf und der Sumpfrohrsänger. Dazu kommen noch die verschiedenen sog. sprechenden Vögel, welche durch Dressur dazu gebracht werden können, die Stimmen von Vögeln und Instrumenten nachzumachen, nämlich ausser dem bereits genannten

hinzu, hier beruht der Gesang nicht nur auf dem Instinct, sondern auch auf der Erinnerung. Bei denjenigen Vögeln, welche eine Melodie zu lernen im Stande sind, besteht offenbar eine etwas andere Beschaffenheit der Neurone, indem zur Aufspeicherung des gehörten Eindrucks eine gewisse Plasticität der Neurone nöthig ist.[1]) Dieser Schluss scheint mir nothwendig und unvermeidlich zu sein; denn wenn man einräumt, dass die eine Strophe durch ererbte Bahnen des Nervensystems bedingt ist, so muss man auch zugeben, dass die hinzugelernte Strophe auf erworbenen Bahnen in den Neuronen beruht.

Es ist bekannt, dass im Stamme der Wirbelthiere die Grosshirnrinde allmählich immer mehr als Organ der enbiontischen Bahnen sich ausgebildet hat. Bei den Säugethieren kennt man auch einigermaassen die Bedeutung der verschiedenen Regionen der Grosshirnrinde, insbesondere weiss man, dass die Gesichtseindrücke hauptsächlich im Hinterhauptslappen, die Gehörseindrücke im Schläfenlappen eingeprägt werden.[2]) Beim Menschen ist ausserdem die dritte Stirn-

Staar die rabenartigen Vögel und der Gimpel, sowie unter den nicht zu den Singvögeln gehörigen Formen die Papageien, vor Allem der Graupapagei." V. HÄCKER, Der Gesang der Vögel, Jena 1900, p. 22.

1) Mit Recht hob V. HÄCKER hervor, dass die Thätigkeit der Nachahmung bei den genannten Vögeln mehr auf der Beschaffenheit des Gehirns, als auf dem Stimmapparat beruht.

„Die Thatsache, dass die nachahmenden Vögel den verschiedensten Abtheilungen angehören, scheint mir vor allem darauf hinzuweisen, dass die Verschiedenheiten im Bau des Stimmapparats, besonders des Singmuskelapparats bezüglich der Singfähigkeit eine verhältnissmässig geringere Rolle spielen als die Verschiedenheit der geistigen Fähigkeiten. In letzterer Hinsicht kommt ausser dem ererbten Singinstinct, welcher gewissermaassen den Rahmen für den specifischen Gesang liefert, hauptsächlich die Fähigkeit hinzu, den Gesang durch Uebung und Lernen zu vervollkommnen, eine Fähigkeit, welche wohl von dem Maasse abhängig ist, in welchem die betreffende Art überhaupt neue Associationen zu bilden und Erfahrungen zu sammeln im Stande ist; man denke an das latente Sprachvermögen der als besonders „schlau" bekannten Rabenvögel." HÄCKER, l. c., p. 22.

2) Es ist auf die Versuche von HITZIG, H. MUNK, GOLTZ u. A. zu verweisen. „Man kann beim Hunde wie beim Affen das Gedächtniss für optische Zeichen durch Zerstörung des Hinterhauptlappens, das für Gehörseindrücke durch Entfernung des Temporallappens vernichten, was dafür spricht, dass die Sinneseindrücke jedes an anderer Stelle und also mechanisch in der Rinde sich imprägniren, da sie sonst einer localen Trennung nicht bedürften." A. ADAMKIEWICZ, Die Grosshirnrinde als Organ der Seele, Wiesbaden 1902, p. 27.

windung als der Ort der enbiontischen Bahnen der Sprache von besonderer Wichtigkeit.

Auch bei manchen wirbellosen Thieren wird es möglich sein, die Beziehungen zwischen dem Bau des Nervensystems und den Instincten genauer zu verfolgen, und dann wird man auch erkennen, welche Theile des Gehirns der hauptsächliche Sitz der enbiontischen Bahnen sind. Dabei kann man sich sowohl der physiologischen Methoden bedienen, insbesondere der Reizung und der Exstirpation bestimmter Theile der nervösen Centralorgane, als auch der Methode der vergleichend anatomischen Betrachtung. Durch die physiologische Methode hat A. Bethe bei Krebsen und Insecten hübsche Ergebnisse erreicht.[1]) Für die vergleichende Methode hat vor Kurzem A. Forel einen wichtigen Fingerzeig gegeben, indem er darauf hinwies, dass zwischen den Gehirnen der drei Formen einer Ameisenart Unterschiede bestehen, welche den Verschiedenheiten der Instincte und der Intelligenz entsprechen.

Als Beispiel der Bethe'schen Untersuchungen führe ich Folgendes an. Der Taschenkrebs (*Carcinus maenas*) hat den Instinct, sich an eine dunkle Stelle zu setzen und wo möglich sich unter einem Stein oder einem ähnlichen Gegenstand zu verbergen. Den Trieb, die Dunkelheit aufzusuchen, bezeichnet Bethe als negativen Phototropismus (wie man dies bei Pflanzen und Protozoen zu thun pflegt). Es ergab sich aus Bethe's Versuchen, dass dieser Trieb verschwindet, 1. nach Schwärzung der Augen, 2. nach Herausnahme beider Globuli, aber auch schon fast vollständig nach Herausnahme eines Globulus (der Globulus ist ein seitlicher Theil des Gehirns von nahezu kugliger Gestalt); 3. nach Längsspaltung des Gehirns von vorn bis zum Mittelloch, 4. nach Durchschneidung beider Schlundcommissuren (bei Durchschneidung einer erfährt er nur eine geringe Einbusse). Man erkennt daraus folgende Bahn: Die Lichtreize werden vom Auge aus auf den Globulus der gekreuzten Seite übertragen, hier auf andere Fasern vertheilt und dem Bauchmark zugeleitet, wodurch die Beinganglien angeregt werden und eine Bewegung des Thieres erfolgt, die so lange fortgesetzt wird, wie der Lichtreiz andauert, d. h. bis eine dunklere Stelle erreicht ist.

Forel hat bei einer Species von Ameisen die Gehirne des Männchens, des Weibchens und des Arbeiters verglichen. Bekanntlich haben diese 3 Formen verschiedene Instincte; die wenigsten Instincte hat das Männchen, dessen Thätigkeit mit dem Hochzeitsflug endet; viel complicirter sind die

1) Albrecht Bethe, Studien über das Centralnervensystem von Carcinus maenas, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 44, 1895; V. 50, 1897; V. 51, 1898.

—, Vergleichende Untersuchungen über die Functionen des Centralnervensystems der Arthropoden, in: Arch. ges. Physiol., V. 68, 1897.

Instincte der Weibchen und der Arbeiter, da alle die socialen Instincte, insbesondere das Bauen, Nahrungsammeln und die Brutpflege hinzukommen, für die Weibchen auch noch die Eiablage. Ferner bilden sich im Gehirn der Weibchen und Arbeiterinnen auch enbiontische Bahnen, insbesondere haben die Arbeiterinnen ein deutlich nachweisbares Gedächtniss. Nun zeigte Forel, dass das Gehirn der Weibchen von demjenigen der Arbeiterinnen verschieden ist, aber ein noch viel grösserer Unterschied im Vergleich zu dem Gehirn des Männchens besteht. Die sog. gestielten Körper (Corpora pedunculata) des Gehirns sind sehr gross und zellenreich bei den Arbeiterinnen, erheblich kleiner bei den Weibchen und fast ganz verkümmert bei den Männchen. Die Riechlappen des Gehirns findet man bei allen 3 Formen in annähernd gleicher Entwicklung, die Sehlappen sind bei den Weibchen grösser als bei den Arbeiterinnen und bei den Männchen grösser als bei den Weibchen; letzteres hängt offenbar mit dem Instinct der Begattung zusammen, da die Männchen und die Weibchen zur Zeit der Paarung fliegen und sich in der Luft finden müssen. Ich verweise auf die Abbildungen der Gehirne in der Forel'schen Schrift (Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen, München 1901).

Will man die jetzige naturwissenschaftliche Lehre vom Instinct in wenigen Sätzen zusammenfassen, so kann dies in folgender Weise geschehen:

Die Handlungsweise der Thiere ist grösstentheils durch die Reflexe und die Instincte bestimmt. Insbesondere beruhen die Kunstfertigkeiten der Thiere nicht auf dem Verstand, sondern auf Instincten. Unter Instincten sind ererbte Fähigkeiten zu verstehen, welche auf der körperlichen Organisation, insbesondere auf ererbten Bahnen des Nervensystems, beruhen. Der Instinctbegriff kann nicht dazu dienen, den Menschen vom Thierreich zu trennen, sondern er stellt eine Verbindung her, da die Triebe und Leidenschaften des Menschen aus den Instincten der höhern Thiere hervorgingen. Die Zweckmässigkeit der Instincte bedarf keiner metaphysischen Erklärung, sondern ist nach den Principien der Descendenzlehre natürlich abzuleiten.

Jena, Zoologisches Institut, September 1903.

Nachdruck verboten.
Uebersetzungsrecht vorbehalten.

Ueber Schwimmblasen, Lungen und Kiementaschen der Wirbelthiere.[1])

Von

J. W. Spengel in Giessen.

Im Jahre 1875 hat Dohrn in einer bekannten Schrift ein Princip des Functionswechsels aufgestellt. Es lautet: „Durch Aufeinanderfolge von Functionen, deren Träger ein und dasselbe Organ bleibt, geschieht die Umgestaltung des Organs. Jede Function ist eine Resultante aus mehreren Componenten, deren eine die Haupt- oder Primärfunction bildet, während die andern Neben- oder Secundärfunctionen darstellen. Das Sinken der Hauptfunction und die Steigerung einer Nebenfunction ändert die Gesammtfunction; die Nebenfunction wird allmählich zur Hauptfunction, die Gesammtfunction wird eine andere, und die Folge des ganzen Processes ist die Umgestaltung des Organs."

Mir scheint, der Name war neu, der Gedanke dagegen alt. Denn ein grosser Teil dessen, was die vergleichend anatomische Forschung an den sichersten und wichtigsten Ergebnissen zu Tage gefördert hat, beruht eben auf dieser Grundlage. Ich brauche nur an die Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere oder der Arthropoden zu erinnern. Allmählich hat die Function gewechselt und damit zugleich die Gestaltung. Durch all den Wandel der Leistungen und der Gestalten aber zieht sich dennoch gewissermaassen eine elementare Gestalt unwandelbar hindurch, und indem wir, immer weitere Kreise ziehend, solche elementare Gestalten wieder an andere reihen,

1) Ein in der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft zu Frankfurt a. M. am 10. Januar 1903 gehaltener Vortrag.

erscheinen auch sie wieder als Glieder des beständigen Functionswechsels wandelbar, bis wir dermaleinst zu einer einzigen Elementargestalt gelangen werden. Das ideale Ziel dieser Forschungen glaubte Häckel vor sich zu sehen, als er seine „Gasträatheorie" aufstellte und in ihr alle Mannichfaltigkeit der thierischen Organisation auf die Gestalt einer, so zu sagen, nur aus Haut und Darm bestehenden Gastrula zurückzuführen unternahm, in der alle zukünftigen Leistungen und Gestalten schlummern sollten.

Zu diesem Princip des Functionswechsels bildet ein anderes, das Kleinenberg aufgestellt und als das Princip der Substitution der Organe bezeichnet hat, das Gegenstück. Wir könnten es kurz das Princip des Organwechsels nennen, wäre der Begriff des Organs trennbar von dem der Function und nicht der Sinn des Wortes Organ, wonach ein solches das Werkzeug einer Function ist, nicht nur der ursprüngliche und der des täglichen Sprachgebrauchs, sondern auch in der Wissenschaft vorherrschend. Daneben gebrauchen wir in dieser das Wort auch in rein morphologischem Sinne, für einen Bestandteil eines Tierkörpers ohne jede Rücksicht auf seine Leistung, und es ist ja allen geläufig, dass man bei der Vergleichung von Organen streng unterscheiden muss zwischen Organen in dem physiologischen Sinne, deren Uebereinstimmung wir als Analogie bezeichnen, und solchen in morphologischem Sinne, deren Uebereinstimmung Homologie heisst. In aussergewöhnlicher Weise zeigt sich in diesem Falle, wie die Wissenschaft von dem Sprachschatz der Völker abhängig ist. Sie hat einem Worte hier nicht, wie es sonst so häufig geschehen ist, an Stelle seines ursprünglichen einen neuen Sinn untergelegt, sondern es in doppeltem Sinne in Verwendung genommen. Hätte sie, wie in vielen andern Fällen, für den jüngern verwandten, aber nicht identischen Begriff aus dem Sprachschatz der Alten sich ein anderes Wort gewählt oder gebildet — etwa das Wort „Morphon" —, so wäre die Unterscheidung von Homologie und Analogie, deren besondere Bedeutung ja in dem Sinne dieser Wörter gar nicht begründet ist, entbehrlich. Aufgabe der Physiologie wäre die Erforschung der Organe in dem ursprünglichen Sprachsinn und ihrer Leistungen, während die Erforschung der „Morphen" der Morphologie zufiele. Das Kleinenberg'sche Princip besagt nun einen Morphenwechsel, d. h. dass ungleiche Morphen Organe der gleichen Function werden können.

Für die Anwendung dieser beiden Principien bieten diejenigen

Theile des Wirbelthierkörpers, mit denen wir uns jetzt specieller beschäftigen wollen, vorzügliche Gelegenheit.

Wie allbekannt, treten bei den Wirbelthieren Athmungsorgane in zweierlei grundverschiedener Form auf, verschieden sowohl nach ihrem Bau wie nach ihren Beziehungen zur Umgebung: mit Luft erfüllte innere Säcke, die Lungen, welche bei allen Säugethieren, Vögeln, Reptilien und Amphibien vorkommen, und kamm- oder baumförmige, ins Wasser eingetauchte Gebilde, die Kiemen, welche wir bei Fischen und Amphibien antreffen. Als Organe der gleichen Function der Athmung sind also ungleiche Morphen verwendet worden. Betrachten wir die Reihe der Wirbelthiere als eine von den Fischen zu den Säugethieren aufsteigende oder auf der Grundlage der Descendenzlehre als eine Entwicklungsreihe, so stellt sich uns demnach die Erscheinung als ein Morphenwechsel dar, ja bei der Mehrzahl der Amphibien vollzieht sich ein solcher sogar innerhalb des individuellen Lebens, indem bei den Jugendformen Kiemen, bei den Erwachsenen Lungen die Athmungsorgane sind. Auf die Frage, wodurch dieser Wechsel hervorgerufen sein und wie er sich vollzogen haben mag, werden wir später versuchen, eine Antwort zu geben.

Zunächst wollen wir feststellen, dass von den an der Bildung der Athmungsorgane betheiligten Morphen die einen, nämlich die lufthaltigen Säcke, die wir als Lungen functioniren sehen, auch einen Functionswechsel erfahren haben, derart, dass sie nicht als Athmungswerkzeuge, sondern als hydrostatische Organe, als sog. Schwimmblasen, und zwar bei Fischen, verwendet worden sind.

Die Ueberzeugung, dass Lunge und Schwimmblase homologe Morphen seien, hat sich so allmählich Bahn gebrochen, dass sich nicht sagen lässt, wer eigentlich der Urheber dieser Lehre gewesen ist. Sie geht in ihren Anfängen wohl auf C. E. v. Baer zurück, der sich jedoch, wie auch Joh. Müller, ihr gegenüber immer etwas zweifelnd verhielt, und selbst in neuerer Zeit verhehlen sich die sachkundigsten Fachmänner, unter denen ich nur Gegenbaur nennen will, nicht die Schwierigkeiten, die ihr entgegen stehen. Diese sind in erster Linie begründet in den ungleichen Lagebeziehungen der beiderlei Organe zum Darmcanal: die Schwimmblase liegt dorsal vom Darm und mündet an dessen dorsaler Seite in denselben ein, die Lunge aber und ihre Einmündung findet sich auf der ventralen Seite. Dieser Unterschied zeigt sich in gleicher Weise schon in der Ontogenie, der wir für die Homologisirung der beiden Organe keine andere Stütze

zu entnehmen vermögen als die Identität der Darmstrecke, in welcher die Bildung vor sich geht, nämlich in dem unmittelbar auf die Kiemen folgenden Abschnitte.[1])

Dazu kommt zweitens ein Unterschied, der sich in der ungleichen Zahl ausspricht, in so fern als nur eine Schwimmblase, aber ein Paar von Lungen vorhanden ist und sich auch in der Entwicklung darin von Anfang an eine Verschiedenheit zeigt.

Wenn man trotz dieser ausgesprochenen Gegensätze an der Homologie von Lunge und Schwimmblase festhält, so müssen augenscheinlich Thatsachen vorliegen, denen eine sehr starke überzeugende Kraft innewohnt. Solche liefert uns, wie bekannt, die vergleichend anatomische Untersuchung gewisser Fische. Ich will in Kürze die wichtigsten Thatsachen vorführen. Dabei wird es gut sein, wenn wir den Ausdruck Schwimmblase, mit dem ein bestimmter physiologischer Begriff verbunden ist, zunächst ganz vermeiden, wenn wir also nicht von dem Organ, sondern nur von dem Morphon reden. Wir wollen es kurz den Luftsack nennen.

Wir finden, dass keines der vorhin aufgezählten Merkmale, welche den Luftsack der Fische vor den Lungen auszeichnet, ausnahmslos für alle Fische zutreffend ist, weder die dorsale Lage des Morphons, — denn dieses liegt bei *Polypterus* und *Calamoichthys*, den einzigen lebenden Vertretern der Crossopterygier, und bei *Protopterus* und *Lepidosiren*, zweien von den 3 gegenwärtig lebenden Dipnoern, ventral; noch die dorsale Einmündung in den Darm, — denn bei dem dritten der lebenden Dipnoer, bei *Ceratodus*, mündet

1) Fanny Moser giebt in einer vorläufigen Mittheilung (Beitrag zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Schwimmblase, in: Anat. Anz. V. 23, 1903, p. 609—611) an, das die Anlage der Schwimmblase bei gewissen Knochenfischen nicht dorsal, sondern rechts vom Darm, bei andern zwar dorsal, aber nicht median, sondern ebenfalls nach rechts auftrete, und meint damit eine Erklärung für die verschiedene Lage von Schwimmblase und Lunge gefunden zu haben. Der Darm drehe sich um seine Axe, und, wir brauchen uns die Drehung des Darmes um seine Axe nur weiter fortgesetzt zu denken, ebenso die gegenseitige Verschiebung beider Organe, um zu der seitlich gelegenen Schwimmblase der Erythrinen und schliesslich zu der ventral gelegenen von *Polypterus* zu gelangen, und zu den Lungen der Dipnoer. Ich möchte mich der Verfasserin darin nicht anschliessen, sondern darin eine Folge des von ihr selbst hervorgehobenen Umstandes erblicken, dass „der Darm sowohl wie die Leber in Folge der grossen Dottermassen ganz nach links geschoben ist". Die nach dem Verbrauch des Dotters angenommene mediane Lage muss meines Erachtens als die typische angesehen werden.

der Gang des Luftsackes, der selbst seine dorsale Lage bewahrt hat, ventral in den Darm, ja selbst ein einzelner Knochenfisch, *Erythrinus*, zeigt uns die Einmündungsstelle verlagert, und zwar an die linke Seite des Darmes; noch endlich die Unpaarigkeit, — denn bei *Lepidosteus* und *Amia* unter den Ganoiden sowie bei den Crossopterygiern und den danach als Dipneusten bezeichneten Dipnoern *Protopterus* und *Lepidosiren* ist ein Paar von Luftsäcken vorhanden.

Von besonderm Interesse ist es dabei, dass diese Abweichungen gar nicht mit einander Hand in Hand gehen, dass z. B. das paarige Morphon keineswegs immer ventral gelagert ist, sondern wie eine typische Schwimmblase dorsal liegen, ja, wie der Fall von *Lepidosteus* und *Amia* lehrt, sogar dorsal in den Darm einmünden kann, während bei *Ceratodus* und *Erythrinus*, wo es unpaarig geblieben ist, die Einmündungsstelle des Ganges verlagert erscheint.

Verschieden ist aber nicht nur die Lage des Morphons und seines Ganges sowie die Zahl, sondern auch sein Bau. Wie eine typische Schwimmblase mit derben, innen glatten Wandungen sind die Luftsäcke bei *Polypterus*; bei *Lepidosteus* und *Amia* sowie bei allen 3 Dipnoergattungen ist eine wabige, sog. celluläre Structur ausgebildet, indem ein System netzig unter einander verbundener Leisten in das Lumen vorspringt und dieses in eine weite centrale Höhle und zahlreiche kleine peripherische Nischen zerlegt. Gleiche Structur zeigt bei *Erythrinus* der Luftsack in seinem hintern, grössern Abschnitt, von dem der Luftgang ausgeht, während der vordere Abschnitt glattwandig ist.

Wir sehen also, dass auch diese Verschiedenheiten im Bau wieder durchaus unabhängig sind von den übrigen Unterschieden. Das Morphon kann eine celluläre oder eine nichtcelluläre Structur aufweisen, einerlei ob es dorsal oder ventral gelegen ist und ausmündet, paarig oder unpaar ist. Dem verschiedenen Bau aber entspricht wie überall eine verschiedene Function. Das Morphon hat je nach seinem Bau eine andere Bedeutung als Organ.

Das führt uns auf den Inhalt. Wenn ich zunächst von Luftsäcken gesprochen habe, so sollte ich für die echten Schwimmblasen diesen Ausdruck jetzt vielleicht in Gassäcke ändern. Denn was in solchen enthalten ist, ist nicht Luft, atmosphärische Luft, wenn es sich in letzter Instanz auch aus dieser herleitet, sondern ein Gasgemenge, in dem die Bestandtheile der atmosphärischen Luft zwar vorhanden, aber in ganz andern Mengenverhältnissen vertreten sind, und dasselbe gelangt in die Schwimmblase nicht durch deren Gang

hinein, wie deren Bezeichnung als Luftgang es vermuthen lassen könnte, sondern es wird ausgeschieden von dem in der Wand der Schwimmblase circulirenden Blut. Es ist bekannt, dass der Luftgang in grossen Gruppen von Knochenfischen ganz fehlt und auch bei einigen Vertretern von Gruppen, die ihn sonst besitzen. Durch ihren Gasgehalt nun wird die Schwimmblase befähigt, als hydrostatisches Organ zu functioniren, indem das specifische Gewicht des Fisches, dessen übriger Körper schwerer als Wasser ist, dadurch in solchem Grade herabgesetzt wird, dass das gesammte specifische Gewicht gleich dem des Wassers wird, der Fisch also im Wasser, und zwar in einem bestimmten Niveau desselben, schwebt.

Es leuchtet nun ohne Weiteres ein, dass eine derartige Wirksamkeit einer Schwimmblase durchaus nicht von der Herkunft des Gases aus dem Blut der Blasenwand abhängig ist, dass es andrerseits unter Umständen von einer nicht geringen Bedeutung für den Fisch sein wird, ob der Gasgehalt und damit das specifische Gewicht in kurzer Zeit geändert werden kann oder nicht. In einer Schwimmblase, die eines Luftganges entbehrt oder bei der dieser, wie in den meisten Fällen, kaum ein zum Durchtritt von Gas ausreichendes Lumen hat, wird diese Aenderung, die nur durch vermehrte Gasausscheidung bezw. durch den entgegengesetzten Process der Resorption von Gas bewerkstelligt werden kann, nur sehr langsam von Statten gehen können. Sehr viel schneller würde offenbar der Inhalt der Blase gewechselt werden können, wenn an die Stelle der Füllung mit Blutgasen eine Füllung mit atmosphärischer Luft treten könnte. Das anatomische Mittel, dessen es dazu allein bedarf, besteht in einer Erweiterung und event. gleichzeitigen Verkürzung des Luftganges und in einer entsprechenden Erweiterung seiner Einmündung in den Darm. Dann kann durch den Mund atmosphärische Luft zunächst in den Kiemendarm und von da aus durch den Luftgang in die Blase aufgenommen und natürlich in umgekehrter Richtung überflüssige Luft aus der Blase heraus befördert werden. In ganz analoger Weise spielt die Lunge bei den Cetaceen unter den Säugethieren, wahrscheinlich auch bei den Hydrophiden unter den Schlangen die Rolle eines hydrostatischen Apparats, und es ist wohl anzunehmen, dass es auch bei den grossen marinen Reptilien der Secundärperiode, bei den Ichthyosauriern und Ichthyopterygiern, wesentlich ebenso gewesen sein wird.

Diesen Zustand des Luftganges und seiner Mündung finden wir nun bei all den Fischen, deren besonders ausgebildete Luftsäcke ich

oben erwähnt habe, und dabei macht es wieder keinen Unterschied, wie die Säcke im Uebrigen beschaffen sind, ob sie paarig oder unpaar, dorsal oder ventral gelegen sind etc. *Polypterus* mit seinen glattwandigen Blasen gleicht darin völlig dem *Protopterus* mit seinen cellulären Blasen und dieser wieder mit seinen zwei ventralen Säcken dem *Ceratodus* mit seinem einen dorsalen.

Wir wollen damit die Betrachtung der Luftsäcke der Fische vom rein morphologischen Gesichtspunkte — mit den Bemerkungen über die Function der Schwimmblase haben wir ja das physiologische schon gestreift — beschliessen. Rein als Morphen betrachtet, bieten diese Theile uns absolut keine Möglichkeit, sie in zwei Gruppen zu zerlegen und zwischen diesen eine Grenze zu ziehen, und es bleibt uns daher nichts Anderes übrig als zu schliessen, dass all die Verschiedenheiten, die wir in Bezug auf Zahl, Lage, Gestaltung und Bau constatirt haben, Abwandlungen eines und desselben Morphons darstellen.

Sobald wir nun aber beginnen, die Theile nach ihren physiologischen Leistungen zu beurtheilen, scheint die Sachlage sich wesentlich zu ändern. Obwohl eingehende physiologische Untersuchungen über keines der angeführten Thiere angestellt sind, kann es doch nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, dass die Function bei den verschiedenen Formen eine durchaus verschiedene ist. Es darf als ganz sicher gelten, dass die Luftsäcke von *Protopterus* und *Lepidosiren* Athmungsorgane, d. h. Lungen, sind — womit natürlich noch nicht ohne Weiteres gesagt ist, dass sie den Lungen der übrigen Wirbelthiere entsprechen, — dass aber die durchaus übereinstimmend gestalteten und gelagerten Luftsäcke von *Polypterus* mit ihren derben, glatten, gefässarmen Wänden absolut ungeeignet sind, als Athmungsorgane zu dienen. Aber ebenso wenig wie für die mit zwei Lungen ausgestatteten dipneusten Dipnoer *Protopterus* und *Lepidosiren* kann es für *Ceratodus*, der nur einen und zwar einen dorsal vom Darme gelegenen Luftsack besitzt, fraglich sein, dass ihm dieser als Lunge dient, dass wir also in diesem Fisch einen monopneusten Dipnoer, einen Lungenfisch mit einer Lunge, vor uns haben, und dass auch die Luftsäcke bei *Lepidosteus* und *Amia* ebenso functioniren, ist im höchsten Grade wahrscheinlich.

Wir werden demnach genöthigt, anzunehmen, dass mit der Umwandlung des Morphons auch ein Functionswechsel verbunden gewesen ist. A priori kann es nicht entschieden werden, welche der beiden Functionen, um die es sich hier handelt, die hydrostatische

und die respiratorische, die ursprüngliche gewesen ist. Man nimmt gewöhnlich als selbstverständlich an, dass es die hydrostatische gewesen sei, und da die Crossopterygier, bei deren jetzt lebenden Vertretern wir nicht eine Lunge, sondern eine paarige Schwimmblase antreffen, paläontologisch älter als die Dipnoer sind, so wollen wir das zunächst gelten lassen.

Es wird dann die Frage sein, ob es sich zeigen lässt, dass die Function einer Schwimmblase neben einer hydrostatischen Hauptcomponente noch eine respiratorische Nebencomponente enthält, welche im Sinne des Dohrn'schen Princips die vorherrschende geworden sein könnte, um aus einer Schwimmblase eine Lunge hervorgehen zu lassen. Diese Frage ist ohne Zweifel in bejahendem Sinne zu beantworten, und zwar nicht nur für die seltenern Fälle, bei *Erythrinus*, wo der vordere Abschnitt des Luftsackes den Bau einer Schwimmblase, der hintere, celluläre aber den einer Lunge aufweist, oder bei *Lepidosteus* und *Amia*, wo vermuthlich beide Functionen neben einander hergehen, sich vielleicht gewissermaassen das Gleichgewicht halten, oder endlich bei den Dipnoern, wo zwar die respiratorische Function die wesentlichste sein mag, die hydrostatische dennoch aber nicht zu unterschätzen sein dürfte —, nein, auch für echte Schwimmblasen mit und ohne Luftgang.

Ich streifte schon vorhin die Thatsache, dass Gas nicht nur in die Schwimmblase ausgeschieden wird, sondern auch wieder resorbirt werden kann. Es ist ganz sicher, dass solches unter gewissen Umständen mit der Wirkung geschieht, dass der in der Schwimmblase des Fisches enthaltene O wieder dem Blute zugeführt und so zur Respiration verwendet wird. Bei manchen Fischen tritt im Fall unterbrochener O-Zufuhr durch die Kiemen, z. B. beim Transport ausserhalb des Wassers, für einen gewissen Zeitraum vicariirende Athmung aus dem Inhalt der Schwimmblase ein; dieser wird dabei teilweise verbraucht, die Blase so weit entleert, dass ihre Wände schlaff werden und in Folge dessen selbst der Bauch einsinken kann. Bringt man einen solchen Fisch rechtzeitig wieder in gutes Wasser, aus dem er durch die Kiemen wieder O aufnehmen kann, so füllt sich die Schwimmblase allmählich wieder prall an.

Ausserordentlich viel günstiger muss sich natürlich für einen Fisch die vicariirende Heranziehung der Schwimmblase für die Athmungsthätigkeit gestalten, wenn die Blase mittels eines weiten Ganges durch eine ebenfalls weite Oeffnung mit atmosphärischer Luft gefüllt werden kann und durch diese Einrichtung zugleich die

Möglichkeit gegeben ist, die sauerstoffarm gewordene Luft auszustossen und rasch durch neue zu ersetzen, und so finden wir denn gerade in denjenigen Fällen, wo ein derartiges Verhalten der Ausmündung vorliegt, auch die Ausgestaltung des Luftsackes als Athmungsorgan am weitesten fortgeschritten. Dass aber nicht in allen Fällen, wo diese günstige Bedingung erfüllt war, das gleiche Ergebnis hat eintreten müssen, lehren uns die Crossopterygier.

Nachdem wir so gesehen haben, dass innerhalb der Classe der Fische die Homologie von Lunge und Schwimmblase zu Recht zu bestehen scheint, werden wir weiter zu prüfen haben, ob die Lungen der Fische den Lungen der übrigen Wirbelthiere homolog sind. Es muss natürlich zunächst an die Möglichkeit gedacht werden, dass die bei den letztern als Athmungsorgane functionirenden Lungen Morphen von anderer Natur als die Luftsäcke der Fische sind. Sind sie doch gerade in denjenigen Punkten, in denen sich letztere als so sehr wandelbar erwiesen haben, durchaus beständig: immer mit ventraler Einmündung in den Darm versehen, immer paarig entwickelt — es sei denn, dass, wie bei den Schlangen, die eine Lunge verkümmere — und immer als Athmungsorgane ausgebildet und functionirend. Da über die Homologie der Lungen in den vier Classen der luftathmenden Wirbelthiere keine Zweifel bestehen, so genügt es, wenn wir einen Vergleich der Fischlungen mit denen der Amphibien anstellen. Für diesen ergeben sich nun, wenn wir für die Fische von den dipneusten Dipnoern ausgehen, keinerlei erhebliche Schwierigkeiten, vielmehr ist die Uebereinstimmung in Bezug auf die Lage der Mündung, die Zahl und den Bau so vollkommen, dass die Beschreibung einer *Protopterus*-Lunge kaum geändert zu werden braucht, um auch für die einer Amphibienlunge gelten zu können.

Immerhin wird es nicht überflüssig sein, noch einige Thatsachen anzuführen, welche geeignet sind, dem Vergleich noch festere Stützen zu leihen.

In beiden Thierclassen sind die Lungensäcke nicht in voller Länge von einander getrennt, sondern an ihrem vordern Ende zu einem gemeinsamen Hohlraum verbunden, und an diesem befindet sich die Einmündung in den Darmcanal in Gestalt einer longitudinalen Spalte, wie sie sich als sog. Stimmritze durch die ganze Reihe der Wirbelthiere bis hinauf zum Menschen fortsetzt.[1])

1) Es ist ein nicht vorhergesehenes Zusammentreffen, dass Wiedersheim

Von besonderm Gewicht ist das Verhalten der Blutgefässe. Mit der Anwesenheit einer Lunge hängt bekanntlich die Ausbildung eines sog. doppelten Kreislaufs im Gegensatz zu dem einfachen der Fische zusammen. Bei diesen wird das durch den Körper gelaufene und dort seines O beraubte, mit CO_2 beladene, also venös gewordene Blut durch grosse Venen dem Herzen zugeführt, passirt dann von diesem aus durch die Kiemen, um dort seine CO_2 an das Wasser abzugeben und dafür O aus demselben aufzunehmen, und gelangt so in arteriellem Zustande durch die Aorta und die von ihr ausgehenden Gefässe wieder zum Körper zurück. Bei den Amphibien dagegen wird ein Theil des venösen Blutes unmittelbar nach seinem Austritt aus dem

---

HEIM in diesem Bande die Frage nach der Homologie von Schwimmblase und Lunge ebenfalls behandelt hat. Da W. dieselbe indessen von einer ganz andern Seite her in Angriff genommen hat und überdies in Bezug auf die Beantwortung zu einem dem meinigen entgegengesetzten Ergebniss gelangt ist, so habe ich geglaubt, von der Veröffentlichung meiner Ansichten nicht absehen zu sollen, und ich hoffe, der Leser wird zugeben, dass nicht nur die Abneigung, eine einmal ausgeführte Arbeit dem Papierkorb zu übergeben, mich dazu bestimmt hat, obwohl ja eigne neue Untersuchungen meinen Darlegungen nicht zu Grunde liegen. Wäre ich von der Richtigkeit der WIEDERSHEIM'schen Schlussfolgerung überzeugt gewesen, so würde ich dieselbe wahrscheinlich doch überwunden haben. Ich bin dies durchaus nicht. Auf der einen Seite sehe ich in W.'s Nachweis, dass ein Kehlkopf mit einer Glottis und einer wohl entwickelten und durchaus charakteristisch ausgebildeten Musculatur keineswegs, wie man früher angenommen hatte, auf die Amphibien und die Amnioten beschränkt ist, sondern auch gewissen Fischen zukommt und darunter selbst solchen Formen, die keine Lungen, sondern Schwimmblasen haben, eine ungemein werthvolle Stütze der Lehre von der Homologie beider Organe. Auf der andern scheint mir seine Schlussfolgerung, dass eine Homologie nicht besteht, mit der Deutung des Bindegewebskörpers, der bei dem mit einer ventralen Glottis ausgestatteten *Lepidosiren* an der dorsalen Seite des Schlundes sich findet, zu stehen und zu fallen. W. glaubt durch den Ausschluss der Möglichkeit andrer Auffassungen zeigen zu können, dass es nichts Anderes sein könne als das Rudiment eines dorsalen Luftsackes, also einer Schwimmblase, das neben dem wohl ausgebildeten ventralen Organ, der Lunge, sich erhalten habe. Ich kann den Werth derartiger Beweise nur als sehr gering anerkennen. Ihnen gegenüber scheint mir die von W. mitgetheilte positive Beobachtung GRAHAM KERR's, dass der fragliche Körper in der Entwicklung von *Lepidosiren* sich nicht als ein in Rückbildung begriffenes und zu der schliesslichen niedern Stufe einer rein bindegewebigen Platte herabsinkendes Organ darstellt, sondern ein in einem späten Stadium als Bindegewebe auftretender Körper ist, eine geradezu Ausschlag gebende Widerlegung von W.'s Ansicht zu bedeuten.

Herzen der Lunge zu und durch eine Vene in arterieller Beschaffenheit wieder in dasselbe zurückgeführt, um nun erst, nachdem es also den sog. kleinen Kreislauf passirt hat, in den grossen des Körpers einzutreten.

Die Schwimmblase der Fische ist meistens in anderer Weise in den Kreislauf eingefügt, und zwar so, dass sie eine oder mehrere Aeste aus der Aorta empfängt und Venen abgiebt, die in die Lebervenen sich ergiessen.[1]) Auch die in ihrem Bau durchaus lungen-

1) An manchen Orten findet sich in der Literatur die Angabe, die Schwimmblase von Fischen erhalte einen Ast von der „4. Kiemenvene". Daraus soll geschlossen werden, dass die Schwimmblase in diesen Fällen arterielles Blut erhält und ihr Capillarnetz füglich nicht zu respiratorischen Zwecken, d. h. zur Umwandlung venösen Blutes in arterielles dienen kann. Dies hat, wie man dabei natürlich nicht übersehen darf, zur Voraussetzung, dass die „4. Kiemenvene" arterielles Blut führt, d. h. dass an dem betreffenden Kiemenbogen eine Kieme ausgebildet ist. Ist das dagegen nicht der Fall, so ist das Blut venös, und zugleich fällt damit die Möglichkeit weg, dieses Gefäss als eine Kiemenvene abzugrenzen gegen die in den Kiemenbogen eintretende Kiemenarterie, d. h. wir haben nicht eine Kiemenvene, sondern den aus dem Kiemenbogen austretenden Theil der Kiemenarterie vor uns. Mag man nun das Gefäss Kiemenvene oder Kiemenarterie nennen, je nach der Anwesenheit oder Abwesenheit einer Kieme, immer mündet es in seinem weitern Verlauf in die Aorta ein. Unter solchen Umständen liegt es auf der Hand, dass für die Bezeichnung als Kiemenvene ausschliesslich das physiologische Verhalten des in dem Gefäss enthaltenen Blutes maassgebend ist, und ich kann Boas deswegen nur zustimmen, wenn er gegen die Bezeichnung „Kiemenvene" für den nicht durch physiologische, sondern ausschliesslich durch morphologische Verhältnisse charakterisirten Theil des Gefässes und der Kiemengefässe im Allgemeinen gegen den — auch in Gegenbaur's Vergleichender Anatomie der Wirbelthiere noch gebrauchten — Ausdruck Kiemenvene Einspruch erhoben und statt dessen die Bezeichnung als „abführende Kiemenarterie" verlangt hat. Die Gefässnetze in den Kiemen sind, da in sie eine Arterie ein- und aus ihnen eine Arterie austritt, nach der üblichen Definition der Capillaren nicht als solche zu betrachten, sondern als arterielle Wundernetze. Ein Hinweis auf die Lungen giebt uns nur eine Bestätigung für diese Bezeichnung: es fällt keinem Menschen ein, das Gefäss, das zu den Lungen führt, also venöses Blut enthält, deshalb eine Lungenvene zu nennen, sondern man nennt es allgemein eine Lungenarterie und giebt den Namen Lungenvene der Vene, welche dem Herzen das in der Lunge arteriell gewordene Blut wieder zuführt. Hier ist also in der Bezeichnung keinerlei Rücksicht auf den physiologischen Unterschied genommen, sondern nur das morphologische Verhalten der Gefässe entscheidend auch für jene gewesen. Ich möchte dringend empfehlen, in der vergleichenden Anatomie diese Bezeichnungsweise für die Gefässe der Kiemen-

ähnlichen Luftsäcke von *Lepidosteus* und *Amia* verhalten sich in Bezug auf ihre Gefässversorgung in solcher Weise. Aber es besteht schon innerhalb der mit echten Schwimmblasen ausgestatteten Fische eine gewisse Mannichfaltigkeit sowohl hinsichtlich des Ursprungs der diese versorgenden Arterien als in der Verbindung ihrer Venen, indem bei gewissen Formen der Ursprung der Arterien in den Arterien-

---

bogen streng durchzuführen. Für die Schwimmblase ergiebt sich dann aus der Angabe, dass diese bei vielen Fischen einen Ast der abführenden Kiemenarterie erhält, mit Ausschluss der im entgegengesetzten Falle so nahe liegenden irrigen Auffassung ohne Weiteres, dass diese eine Arterie erhält, die, je nach der Anwesenheit oder Abwesenheit einer von dem Blut vorher durchströmten Kieme arterielles oder venöses Blut empfängt, und es ist klar, dass in der Versorgung des Luftsackes durch die Gefässe eine Aenderung des Verlaufs dieser nicht einzutreten brauchte, um aus einer Schwimmblase eine Lunge werden zu lassen.

In neuerer Zeit hat man auch versucht, das Gefässsystem des Amphioxus auf das der echten Vertebraten zurück zu führen. Da bei diesem Thier arterielles und venöses Blut — in Ermangelung von rothen Blutkörperchen — ebenso wenig unterscheidbar sind wie Arterien und Venen nach dem Bau ihrer Wandung, so bleibt m. E., wenn man einen solchen Vergleich durchführen will, nichts Anderes übrig als, wenigstens zunächst einmal, wie bei den echten Wirbelthieren die Abschnitte des Gefässsystems nach den Beziehungen zum Herzen zu bezeichnen. Ein Herz im Sinne eines differenzirten und scharf begrenzten Theiles des Gefässsystems fehlt aber den „Leptocardiern" im Gegensatz zu den „Pachycardiern". Will man dennoch einen bestimmten Theil des Gefässsystems des Amphioxus als Herz betrachten, so kann es nur derjenige Theil des ventralen Gefässes sein, den Schneider angegeben hat. Wenn Legros bemerkt, die Idee sei zwar sehr natürlich, „elle ne repose cependant, étant donnés les faits connus, que sur une analogie physiologique trop vague pour avoir grande valeur" (Contribution à l'étude de l'appareil vasculaire de l'Amphioxus in: Mitth. zool. Stat. Neapel V. 15, 1902, p. 494), so bin ich der Ansicht, dass nicht die physiologische Analogie den Ausschlag dafür giebt, sondern das morphologische Verhalten. Das hintere Ende des embryonalen Herzschlauches ist bei allen Wirbelthieren durch die Einmündung der Ductus Cuvieri bezeichnet. Nachdem Legros in einer überzeugenden Weise diese Ductus Cuvieri, welche von vorn und hinten eine Vena cardinalis anterior und posterior aufnehmen, dargethan hat, wird man berechtigt sein, den unmittelbar vor deren Einmündung gelegenen Theil des Gefässschlauches bei Amphioxus als das Homologon des Pachycardier-Herzens anzusehen. Die Verbindung mit der Lebervene steht damit im Einklang, ebenso wie die Fortsetzung nach hinten in eine subintestinale Vene. Fraglich bleibt dann nur die vordere Begrenzung. Da bei den echten Vertebraten die Kiemen nicht im Bereich des Herzens, sondern vor demselben gelegen sind, so wird es wohl angezeigt sein, in dem hypobranchialen Gefäss des Amphioxus den

bogen der hintersten Kieme, das Ende der Vene in den sog. Venensinus verlegt ist, der seinerseits in den Vorhof des Herzens mündet. Ganz ähnliche Verhältnisse treffen wir nun insbesondere auch bei *Polypterus* und bei den Dipnoern. In diesem Punkte aber verhalten sich durchaus ebenso alle luftathmenden Wirbelthiere von den Amphibien an: bei ihnen allen entspringt die Lungenarterie aus der Arterie des 4. Kiemenbogens. Näher auf die Veränderungen einzugehen, die mit dem Ausfall der Kiemen an den Kiemenbogengefässen und im Gefolge davon auch im Baue des Herzens in der Reihe der Wirbelthiere auftreten, würde uns von unserm Thema zu weit abführen: auch sind die Thatsachen ja allgemein bekannt.

Wer meinen Darlegungen bis hierhin gefolgt ist, wird vermuthlich den Eindruck gewonnen haben, dass in jeder Hinsicht, sowohl in Bezug auf die Morphologie als in Bezug auf die Physiologie, alles in schönster Ordnung und dass zu Zweifeln und Bedenken keinerlei Grund gegeben sei. Und dennoch habe ich im Eingang erwähnt, dass solche bestehen. Sie kommen zu Tage, sobald wir den Versuch unternehmen, uns den Weg klar zu machen, den die Umwandlung in Wirklichkeit genommen haben dürfte. Denn wenn auch die verschiedenen jetzt lebenden Thierformen allerlei Zustände darbieten, die uns als Stufen auf diesem Wege erscheinen, so ist es doch nicht möglich, sie zu einer einzigen Entwicklungsreihe an einander zu fügen. Ich habe mehrfach Gelegenheit genommen, darauf hinzuweisen, dass die Verschiedenheiten, die wir hinsichtlich der Lage des Morphons,

Vertreter des Arterienstammes der Pachycardia zu sehen und das Vorderende des Herzens etwa an der hintern Grenze des Kiemendarms anzunehmen. Die Gefässe, welche bei Amphioxus vom hypobranchialen Gefäss durch die (primären) Kiemenbogen hinaufziehen, sind als Arterien anzusehen bis zu ihrer Einmündung in die beiden Aorten. Wenn in den Kiemenbogen, die bekanntlich keine Wundernetze zur Ausbildung bringen, eine Arterisirung des Blutes eintritt, so müssen wir annehmen, dass dieses vorher venös war, d. h. dass das Amphioxus-Herz wie das der Fische ein venöses ist, womit in Einklang stehen würde, dass es von hinten das Lebergefäss und durch die Ductus Cuvieri die Gefässe von den Gonaden etc., also augenscheinlich ein mit Kohlensäure beladenes Blut, empfangen hat. Die kurzen Verbindungen zwischen den Kiemenbogengefässen und den Aorten werden wir als abführende Kiemenarterien zu betrachten haben. So gelingt es ohne besondere Mühe, eine weit gehende Uebereinstimmung in der Anordnung des Gefässsystems bei Leptocardiern und Pachycardiern in den Hauptzügen zu erkennen, und zwar ist dieselbe allein auf einen morphologischen Vergleich gegründet. In physiologischer Beziehung können zugleich erhebliche Unterschiede bestehen.

seiner Beziehungen zum Darmcanal, seiner Zahl und seines Baues antreffen, nicht mit einander Hand in Hand gehen. So entschieden dieser Umstand die Ziehung einer Grenze zwischen Lunge und Schwimmblase verbietet, so unmöglich macht er uns auf der andern Seite eine Anordnung der einzelnen Befunde zum Bilde einer einfachen fortschreitenden Reihe. Ja, wir können nicht einmal ohne Weiteres angeben, welches Glied wir an den Anfang der Reihe zu stellen haben, und auch die Fachleute, welche sich speciell mit diesen Fragen befasst haben, sind darin nicht einig unter einander. Wir haben vorhin angenommen, die hydrostatische Function sei die ursprüngliche Aufgabe des Organs, es sei also zuerst eine Schwimmblase vorhanden gewesen, und diese sei durch einen Functionswechsel in eine Lunge umgewandelt worden. Eine Schwimmblase ist aber in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle ein unpaarer, dorsal vom Darmcanal gelegener und an dessen dorsaler Seite in diesen einmündender Sack. Wenn daraus ein paariges, ventrales und ventral einmündendes Organ wie die Lunge geworden sein soll, so muss eine Spaltung desselben in zwei Säcke und eine Wanderung dieser und ihrer gemeinsamen Mündung auf die ventrale Seite eingetreten sein. Die Spaltung allerdings bereitet keine grossen Schwierigkeiten in so fern, als viele Schwimmblasen thatsächlich mehr oder weniger tief von ihrem hintern Ende aus eingekerbt, also theilweise verdoppelt sind und als, wie ich betont habe, auch die Lungen der dipneusten Dipnoer und der Amphibien nicht völlig gespalten, sondern vorn mit einander verbunden sind. Die Beobachtungen an dem monopneusten Dipnoer *Ceratodus* und an dem Teleosteer *Erythrinus* könnten nun dafür sprechen, dass der Luftsack zunächst ungetheilt an der dorsalen Seite liegen geblieben und nur die Mündung des Luftganges ventralwärts herabgerückt sei, bei *Erythrinus* bis an die linke Seite, bei *Ceratodus* bis in die Mitte der ventralen Seite. Allein abgesehen davon, dass diese beiden Thiere einander sehr fern stehenden Fischgruppen angehören, verbietet noch ein anderer Umstand, diese beiden Beobachtungen als Glieder einer Entwicklungsreihe mit einander zu verketten: bei *Ceratodus* geht nämlich der Luftgang rechts, bei *Erythrinus* links um den Darm herum. Die Wanderung müsste sich also in den beiden Fällen in entgegengesetzter Richtung vollzogen haben. Noch grösser aber werden die Schwierigkeiten, sobald wir uns überlegen, dass die Blutgefässe, welche symmetrisch rechts und links vom Darm zur dorsal gelegenen Schwimmblase ziehen, bei einer Wanderung dieser von der dorsalen auf die ventrale Seite schleifenförmig um den Darm herum-

gezogen werden müssten, was thatsächlich nicht der Fall ist. Boas, dem wir eine sehr eingehende und sorgfältige Untersuchung über die in Betracht kommenden Blutgefässe verdanken, ist dadurch zu der Annahme gekommen, der Wanderung des Luftsackes von der dorsalen auf die ventrale Seite müsse zuerst eine Spaltung des Sackes, und zwar eine vollständige, voraufgegangen sein, derart, dass zwei ganz getrennte und mit je einer eignen Einmündung in den Darm ausgestattete Säcke entstanden seien. Diese wären dann, ein jeder an seiner Seite und in Verbindung mit den zu ihm führenden Blutgefässen, um den Darm herabgerückt und schliesslich wieder mit einander verschmolzen, so dass sie wieder eine gemeinsame, nunmehr ventrale Oeffnung erhalten hätten. Die Annahme einer solchen vollständigen Verdopplung des ursprünglich einfachen Luftsackes lässt sich indessen auf keine einzige Beobachtung stützen, und dass darauf aufs Neue eine Verschmelzung zu Stande gekommen sein sollte, wird wohl als höchst unwahrscheinlich empfunden werden. Es giebt wohl keine Analogie im ganzen Thierreich, auf die man sich dafür berufen könnte.

Sagemehl hat dieser Boas'schen Hypothese denn auch mit Recht entgegengehalten, dass Nichts uns dazu zwinge von einer unpaaren dorsalen Schwimmblase auszugehen. Nehme man zum Ausgangspunkt das Verhalten der Schwimmblasen der *Polypterus*, wo sie paarig und ventral mit ventraler Mündung sei, so könne man daraus — wir würden sagen, durch einen Functionswechsel — ohne irgend welche Verlagerungen des Organs und seiner Blutgefässe die Lunge der dipneusten Dipnoer und der Amphibien herleiten. Andrerseits müssten wir dann annehmen, dass die unpaare, dorsale und dorsal mündende Schwimmblase durch eine Wanderung von der ventralen auf die dorsale Seite gelangt sei, und zwar wahrscheinlich nicht das ganze Organ, sondern nur dessen rechter Sack, indem der linke, der schon bei *Polypterus* erheblich kleiner ist, ähnlich wie die linke Lunge bei den Schlangen einer Verkümmerung anheimgefallen sei. *Ceratodus* und *Erythrinus* stellten Etappen aus diesem Wege dar: der Luftsack hat seine Wanderung vollendet, die Mündung seines Ganges aber bei dem erstern noch nicht einmal begonnen, bei dem letztern erst halbwegs zurückgelegt. Und der Weg sei in beiden Fällen ein verschiedener gewesen, indem die Wanderung bei *Ceratodus* rechts, bei *Erythrinus* links vom Darm her gegangen sei.

Obwohl Sagemehl von *Polypterus* ausgeht, dessen Luftsäcke keine Athmungsorgane sind, nimmt er doch an, dass die hydro-

statische Function erst später erworben sei. Für diese aber sei die Lage der Schwimmblase oberhalb des Darmcanals von grosser Bedeutung, und es sei daher durchaus verständlich, dass ein dieser Function dienendes Organ schliesslich eine solche Lage angenommen habe, während für die Wanderung der Lungen von der dorsalen auf die ventrale Seite schlechterdings kein vernünftiger Grund anzugeben sei.[1]) Ich möchte dem noch hinzufügen, dass es absolut nicht einzusehen ist, was den Luftgang veranlasst haben könnte, für sich allein die Wanderung zur ventralen Seite anzutreten, so lange der Luftsack auf der dorsalen zurück blieb, während es so gut wie selbstverständlich erscheint, dass seine Verlagerung nachgefolgt ist, nachdem einmal diejenige der Blase voraufgegangen war.

Es sind also in dieser Discussion morphologische und physiologische Betrachtungsweisen so mit einander verquickt, dass eine Entscheidung sehr erschwert wird. Sagemehl stellt sich zwar mehr auf den morphologischen Boden, indem er nicht ausdrücklich sagt, dass er die respiratorische Function als die ursprüngliche ansehe, sondern nur, dass die hydrostatische erst später erworben, hinzugekommen sei und die Veranlassung zur Wanderung des Organs von der ventralen auf die dorsale Seite gegeben habe. Boas geht umgekehrt von der hydrostatischen Function als der ursprünglichen aus und legt sich von da aus alles rein morphologisch, ohne Berücksichtigung physiologischer Verhältnisse, zurecht. Indem er den bei der Schwimmblase vorherrschenden anatomischen Zustand zum Ausgang nimmt, führen ihn die morphologischen Befunde zur Annahme einer Duplicität des Organs, die er aber im Gegensatz zu Sagemehl nicht als den ursprünglichen, sondern als einen ohne Hinterlassung irgend einer Spur vorübergegangenen Durchgangszustand betrachtet.

Haben wir die Wahl zwischen diesen beiden Erklärungsversuchen, so wie sie sind, so werden wir uns, meines Erachtens, ohne langes Bedenken auf die Seite Sagemehl's stellen, weil dieser sich auf eine geringere Zahl unbewiesener und unbeweisbarer Voraussetzungen stützt. Allein ich glaube, dass wir doch noch etwas weiter kommen können, wenn wir das Problem von einer andern Seite aus in Angriff nehmen und uns dafür wieder zunächst auf den rein morphologischen Standpunkt stellen.

Das, was man in der Wissenschaft im Allgemeinen und im Besondern auch in der Morphologie *erklären* nennt, besteht darin,

1) In: Morph. Jahrb., V. 10, p. 109.

dass man Erscheinungen, welche vorher isolirt dagestanden haben, mit andern in einen derartigen Zusammenhang bringt, dass sie als ein besonderer Fall auf diese zurückgeführt werden können. In diesem Sinne haben wir thatsächlich etwas für die „Erklärung" der Lungen erreicht, wenn wir erkannt haben, dass sie eine besondere Form eines Morphons darstellen, das in andern Fällen uns als eine Schwimmblase erscheint. Schwimmblase und Lunge sind damit auf eine Einheit zurückgeführt worden, für welche wir den Ausdruck Luftsack gebraucht haben. Sollte es nun möglich sein, den Luftsack seinerseits mit andern Morphen in einen ähnlichen Zusammenhang zu bringen und auf ein solches zurückzuführen? Dass die Stellung dieser Frage nahe liegt, wird nicht bestritten werden können, denn während das Bedürfniss nach einer Erklärung der Lunge Befriedigung gefunden hat, harrt der Luftsack seinerseits noch einer Erklärung. Meines Wissens ist bis jetzt nur ein einziger Versuch gemacht worden, eine solche zu finden, und zwar durch Eisig, der das Vorkommen eines „schwimmblasenähnlichen Organs" bei einem marinen Borstenwurm, bei *Hesione*, beobachtet und, ausgehend von der Semper-Dohrn'schen Annahme einer Verwandtschaft zwischen Anneliden und Vertebraten, theoretisch zu verwerthen gesucht hat. Mir scheint dieser Vergleich höchst problematisch, obwohl ich selbst die Annelidenverwandtschaft der Wirbelthiere immer noch für discutirbar halte, weil ein „schwimmblasenähnliches Organ", wie es Eisig beschrieben hat, unter den Anneliden ausschliesslich den Hesioniden und allenfalls noch einigen Sylliden zukommt, zwei Familien, die durch Nichts berechtigt sind als irgendwie besonders wirbelthierverwandt zu gelten.

Wollen wir mit Aussicht auf Erfolg nach einem Homologon für die Luftsäcke suchen, so müssen wir es unter den Morphen der Wirbelthiere selbst thun, und da werden wir durch die Anatomie und die Entwicklungsgeschichte auf Theile des Darmcanals, insbesondere des Kiemendarms, hingewiesen, welchem die Luftsäcke, wie ich Eingangs ausgeführt habe, angehören. Die physiologische Uebereinstimmung könnte uns nun nahe legen, an die Kiemen zu denken. Doch wollen wir uns vor einer abermaligen Verquickung unseres morphologischen Problems mit physiologischen Gesichtspunkten hüten. Es kommt noch hinzu, dass nach meiner Ueberzeugung die Kiemen überhaupt keine selbständigen Morphen darstellen, sondern nichts sind als locale Ausbildungen, genauer ausgedrückt, Anhäufungen von mehr oder weniger zahlreichen kleinen Wundernetzen im Ver-

laufe der durch die Kiemenbogen hindurch ziehenden Blutgefässe, die an den Kiemenbogen — bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren — ebenso fehlen, wie es die Capillarnetze in den als Schwimmblasen functionirenden Luftsäcken bei den Fischen thun.

Dagegen werden wir die sog. Kiemen t a s c h e n oder, besser gesagt, V i s c e r a l t a s c h e n ins Auge fassen müssen. Darunter verstehen wir bekanntlich sack- oder taschenförmige Ausstülpungen der seitlichen Darmwand, die in der Zahl von 4—6, selten mehr Paaren für den respiratorischen Darmabschnitt aller Wirbelthiere, mögen sie durch Kiemen oder durch Lungen athmen, charakteristisch sind. Diese Taschen wachsen bis an die Haut vor und brechen hier nach aussen durch, so dass eine jede von ihnen zu ihrer ursprünglichen innern Oeffnung, durch die sie mit dem Darm in Verbindung steht, noch eine nach aussen führende erhält und so aus den Taschen durchgehende Visceralspalten werden. Nicht immer indessen tritt ein solcher Durchbruch nach aussen ein: im Besondern ist es für die höhern Wirbelthiere, bei denen an der Wand der Visceralspalten keine Kiemen zur Entwicklung gelangen, bekannt, dass 1 oder 2 Visceraltaschen geschlossen bleiben (um allerdings später ganz zu Grunde zu gehen). Wichtig ist es nun, dass es immer gerade einige der hintern Taschen sind, die sich so verhalten, zumal wenn man erwägt, dass die vorherrschende Zahl von 4 Taschenpaaren unzweifelhaft dadurch aus einer höhern hervorgegangen ist, dass einige hintere Taschen, welche bei den niedersten Wirbelthieren vorhanden sind und wohl den ältesten Formen allgemein zugekommen sein dürften, unterdrückt worden sind. Wenn aber mehr Visceraltaschen vorhanden waren, so brauchen sie keineswegs vollständig verschwunden zu sein, sondern es ist ebenso gut möglich, dass sie unter Verwendung für eine andere Function weiter ausgebildet und umgewandelt worden sind und damit eine Gestalt angenommen haben, in der sie sich der unmittelbaren Erkennung entziehen. Sie könnten, um es kurz zu sagen, zu Luftsäcken geworden sein.

Dieser oder ein ähnlicher Gedanke hat sich mir, und zwar, wie ich ausdrücklich bemerken will, ganz ungesucht, schon seit Jahren aufgedrängt. Neuerdings ist, wie ich aus seinem kürzlich erschienenen „Lehrbuch der Zoologie" ersehe, auch Goette auf ihn geführt worden, und dass er auch Gegenbaur nicht fern gelegen hat, dürfte aus einer Bemerkung in seiner „Vergl. Anatomie der Wirbelthiere" (V. 2 p. 267) hervorgehen, wo er von der Entstehung der Lungen „im Anschluss an die Kiemen" spricht. Eine von Goette gegebene

Abbildung eines Frontaldurchschnitts durch die Vorderhälfte einer Amphibienlarve (fig. 426) lässt eine derartige Entstehung der Lungen aus einem Paar von Visceraltaschen, die, statt seitlich gegen die Haut hin, nach hinten gerichtet sind und hier Raum finden, auf Kosten der Leibeshöhle sich auszudehnen und auszuwachsen, sogar sehr plausibel erscheinen.

Ich bin mir vollständig bewusst, damit eine Hypothese vorzutragen. Ich würde nicht wagen, es zu thun, wenn ich nicht zu ihrer Stütze eine Reihe von Thatsachen heranziehen könnte und wenn sie nicht mit den Beobachtungen, die ich im Obigen vorgeführt habe, gut vereinbar wäre.

Nach dieser Annahme wäre ursprünglich ein Paar von Taschen vorhanden gewesen, die wir im Sinne unserer Hypothese gleich Luftsäcke nennen wollen, und zwar zwei von vorn herein vollständig getrennte mit je einer besondern innern Oeffnung. Da nun aber die Luftsäcke der Fische, auch da, wo sie paarig sind, immer durch eine gemeinsame Oeffnung in den Darmcanal einmünden, so werden wir genöthigt anzunehmen, dass eine Verschmelzung der innern Enden dieser beiden Taschen eingetreten ist. Wir können uns dafür auf die allgemeine Thatsache berufen, dass die innern Oeffnungen der Visceraltaschen regelmässig nach hinten zu näher an einander rücken. Dieser Process braucht also nur um einen Schritt weiter geführt zu sein, um die beiden Oeffnungen der hintersten Visceraltaschen zum Zusammenfliessen zu bringen. Wir können sogar einen concreten Fall anführen, in dem das eingetreten ist: bei den Scariden sind von den 5 Visceraltaschen, von denen die 4 vordersten wie gewöhnlich bei den Knochenfischen Kiemen enthalten, die fünften zu zwei blindsackartigen sog. Pharyngealtaschen entwickelt, und diese münden mit einer gemeinsamen Oeffnung in den Darmcanal ein. Diese Pharyngealtaschen würden den von uns hypothetisch angenommenen Visceraltaschen morphologisch auch in dieser Hinsicht entsprechen. Physiologisch sind sie allerdings in anderer Richtung entwickelt, indem sie zur Aufspeicherung von Nahrung dienen, die bei diesen merkwürdigen Fischen einer Art von Wiederkäuung unterliegt.

Nachdem die Verschmelzung eingetreten ist, haben wir die Luftsäcke in einem Zustande vor uns, der dem anatomischen Befunde bei den Crossopterygiern so genau entspricht, wie wir es nur irgend erwarten dürfen. Wir gewinnen also die gleiche Basis, die Sagemehl gewählt hat und die ihm gestattete, ohne Schwierigkeit die Lungen

von den Schwimmblasen abzuleiten. Auf dieser Grundlage scheidet natürlich die Frage, ob der unpaare Zustand und die dorsale Lage des Luftsackes ursprünglich gewesen sein könnte, von selbst völlig aus der Discussion aus.

Mit unserer Annahme von der Herkunft der Luftsäcke aus dem Visceraltaschensystem stehen nun verschiedene Thatsachen in befriedigendstem Einklang, die ohne eine solche keine Erklärung finden. Ich möchte mich in dieser Hinsicht möglichst kurz fassen. Die Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Lungeneingangs und des daraus hervorgehenden Kehlkopfes haben in Uebereinstimmung mit denen über die Entwicklung dieser Theile ergeben, dass sowohl das Skelet des Kehlkopfes, insbesondere die sog. Stellknorpel, als auch dessen Musculatur von den Anlagen des Skelets und der Musculatur der Visceralbogen, d. h. von den die Visceraltaschen begrenzenden Geweben, sich herleiten. Ferner habe ich schon von der an sich gewiss sonst keiner Erklärung zugänglichen Thatsache gesprochen, dass die Arterien, welche bei den Dipnoern die Lunge und bei einigen andern Fischen auch die Schwimmblase versorgen, sich abzweigen von den Arterien der Visceral- oder Kiemenbogen, und zwar immer und überall von der eines bestimmten Bogens. Gerade diese Beobachtungen sind es gewesen, welche mich, wie vorhin angedeutet, auf die Ableitung der Lungen von dem System der Visceraltaschen geführt haben.

Sie geben uns indessen Veranlassung zu überlegen, ob die Sache nicht doch vielleicht noch etwas anders gewesen sein könnte. Besonders der Umstand, dass wir in der Lungenarterie einen Ast der 4. Kiemenbogenarterie und nicht eine selbständige, hinter ihr entspringende Arterie vor uns haben, wird uns den Gedanken nahe legen, dass die Entstehung der Luftsäcke in etwas näherer Beziehung zur 4. Kiementasche vor sich gegangen sein könnte. Ich meine, es brauchte nicht die Umbildung des 5. Kiementaschenpaares zu den Luftsäcken angenommen zu werden, sondern es könnte sich an dem 4. Paar je eine nach hinten gerichtete Aussackung gebildet haben, die als solche natürlich von einem Ast des zugehörigen Arterienbogens versorgt worden sein würde. Man wird vielleicht zu einer bestimmten Meinung darüber, welche von diesen beiden Möglichkeiten die grössere Wahrscheinlichkeit hat, gelangen können, wenn es einmal mit Sicherheit entschieden ist, ob die Muskel- und Skeletelemente des Kehlkopfes dem 5. oder dem 4. Kiemenbogen entstammen, worüber bis jetzt noch widersprechende Ansichten bestehen.

Ein sehr tief greifender Unterschied zwischen den beiden von uns in Betracht gezogenen Möglichkeiten ist jedenfalls nicht vorhanden.

Als einen Vorzug der Darstellung, die ich im Obigen von meiner Hypothese gegeben habe, betrachte ich es, dass ich dieselbe rein morphologisch begründet habe. Es bleibt für dieselbe nicht nur unentschieden, sondern ganz gleichgültig, ob die Luftsäcke eine respiratorische oder hydrostatische Function gehabt haben, als sie sich aus zwei Visceraltaschen oder aus Aussackungen solcher bildeten. Vorstellbar ist sowohl das Eine wie das Andere oder auch, dass beide Functionen neben einander von Anfang an bestanden haben. Eines aber werden wir annehmen müssen, nämlich dass die Säcke dazu gedient haben, atmosphärische Luft in sich aufzunehmen, sei es nun, um sie zur Athmung zu verwenden, sei es um das specifische Gewicht des Körpers dadurch herabzusetzen oder beides gleichzeitig.

Dürfen wir nun annehmen, dass Fische durch irgend welche Umstände dazu veranlasst worden sind, Luft in eine ihrer Visceraltaschen aufzunehmen, und, wenn diese Frage zu bejahen ist, haben wir einen Grund zu vermuthen, dass dies gerade in die hinterste Visceraltasche oder in eine Aussackung derselben geschehen ist? Beobachtungen, die wir an gegenwärtig lebenden Fischen machen können, geben uns die Berechtigung, beide Fragen in bejahendem Sinne zu beantworten.

Dass manche Fische, welche durch Kiemen athmen, die Gewohnheit haben, an die Oberfläche des Wassers emporzusteigen und mit dem Munde Luft zu schnappen, ist eine sehr leicht und oft wahrzunehmende Thatsache, und ebenso kann man unschwer feststellen, dass zwar der grössere Theil dieser Luft unter dem Kiemendeckel hervor wieder entweicht, ein Theil aber in der Kiemenhöhle zurückbleibt, und es ist kaum zu bezweifeln, dass letzterer in vicariirender Weise der Athmung dient. Das zeigen am klarsten die sog. Labyrinthfische und andere Fische mit sog. accessorischen Kiemenorganen, bei denen von dem einen oder andern Kiemenbogen entweder gefaltete Lamellen oder hohle, sackförmige, bisweilen schneckenhausförmig aufgewundene Anhänge ausgehen, die Luft zwischen oder in sich aufnehmen und mittels derer diese Fische befähigt sind, in sehr schlechtem, schlammigen Wasser zu leben oder auch wohl für längere Zeit sich ausser dem Wasser aufzuhalten. Zur Aufnahme dieser Gebilde entwickelt sich meistens eine mehr oder weniger geräumige nach hinten gerichtete Aussackung der Kiemenhöhle, d. h. der Hinter-

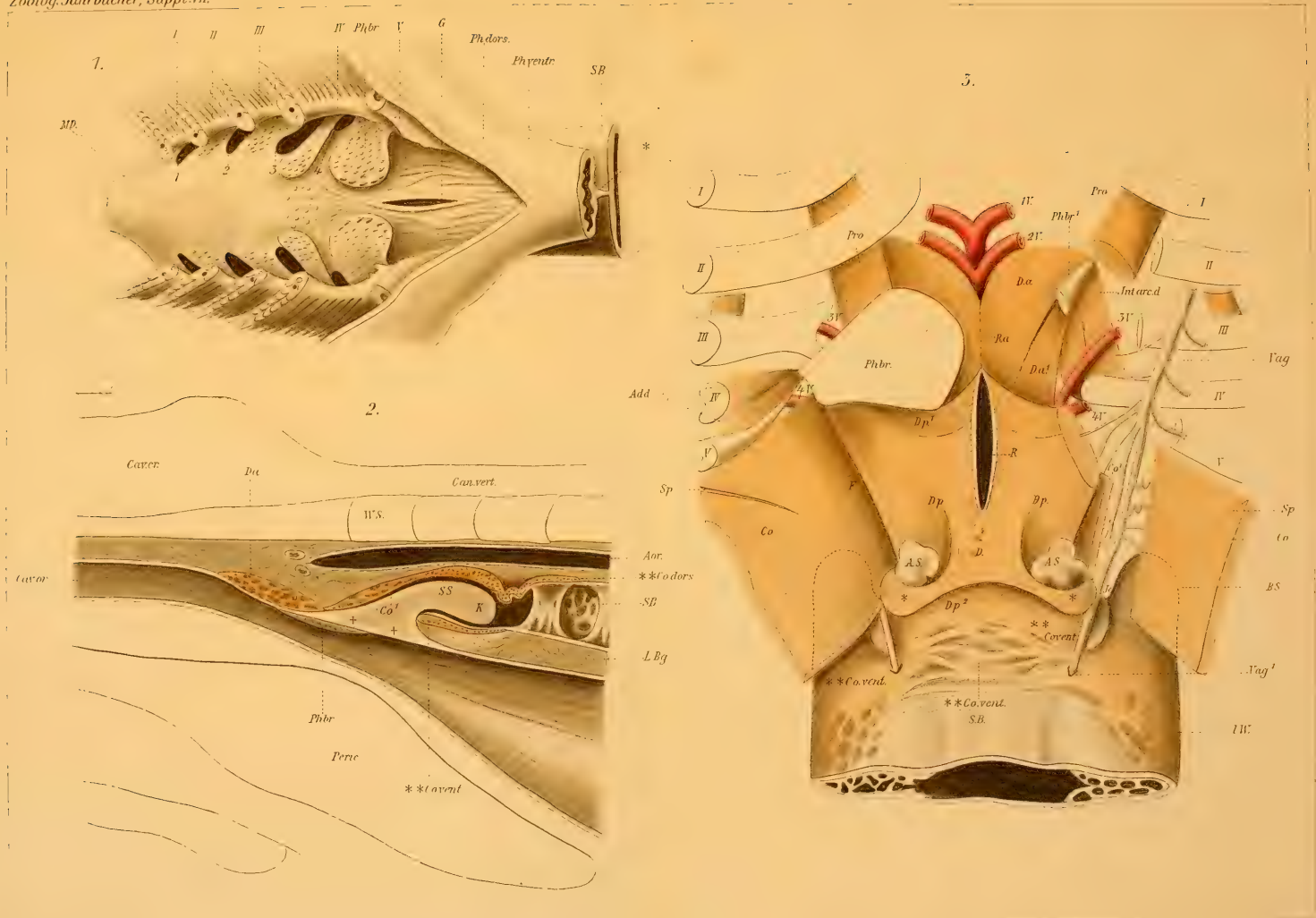
wand der ursprünglichen hintersten 4. Kiementasche. Zu einer für uns besonders lehrreichen Ausbildung eines Paares solcher Aussackungen kommt es bei einem zu den Welsen gehörigen Fisch der süssen Gewässer Indiens, bei dem *Saccobranchus*. Dieser ist mit 2 langen und gefässreichen sackförmigen Anhängen seiner Kiemenhöhlen versehen, welche sich wie zwei Lungensäcke weit nach hinten bis zum letzten Drittel des Schwanzes erstrecken. Es sind hier also 2 Aussackungen der letzten Kiementaschen vorhanden, wie wir sie nach der zweiten, modificirten Form unserer Hypothese angenommen haben. Allein wir dürfen nicht etwa in diesen respiratorischen Nebenhöhlen des *Saccobranchus* einen letzten Rest der ursprünglichen Lungenbildung erblicken. Davon kann keine Rede sein. Das erscheint schon deshalb ausgeschlossen, weil die Säcke nicht in der Leibeshöhle liegen, sondern ausserhalb derselben in die Musculatur eingebettet sind. Die Erscheinung stellt nur eine Analogie zur Lungenbildung dar, und ich erwähne sie nur, um zu zeigen, dass die Fähigkeit, aus dem Visceraltaschensystem Aussackungen hervorgehen zu lassen, welche sogar respiratorische Functionen übernehmen können, auch den gegenwärtig lebenden Fischen noch nicht abhanden gekommen ist. Finden wir auch nur bei einem einzigen lebenden Fisch eine solche Fähigkeit, so dürfen wir daraus die Berechtigung herleiten, diesen Befund als Stütze für eine sonst gut begründete und aus den vergleichend anatomischen Beobachtungen sich ohne Zwang ableitende Theorie zu verwenden.

Noch ein letztes Wort über eine nothwendige Consequenz der Sagemehl'schen Ableitung der unpaaren dorsalen Schwimmblase von den paarigen ventralen des *Polypterus* und damit auch von den Visceraltaschen. Diese ursprünglichen Taschen müssen, wie es wahrscheinlich auch bei *Polypterus* geschieht, von aussen her mit atmosphärischer Luft ausgefüllt worden sein. Ging aus ihnen die typische Schwimmblase hervor, so hat diese dabei nicht nur ihre Lage zum Darmcanal gewechselt, sondern sie muss auch die Fähigkeit, sich ohne Vermittlung des Luftganges von den Blutgefässen ihrer Wandung aus mit Gasen zu füllen, erst später erlangt haben. Das könnte auf den ersten Blick ein erheblicher Einwand gegen die Berechtigung der Theorie zu sein scheinen. Allein wenn wir bedenken, dass aller Wahrscheinlichkeit die ersten Fische im Litoralgebiet des Meeres, im flachen Wasser, entstanden sind und dass die Fische erst später auch die tiefern Meeresschichten bevölkert haben werden, so ist es einleuchtend, dass eben dieses Einwandern in grössere Tiefen an

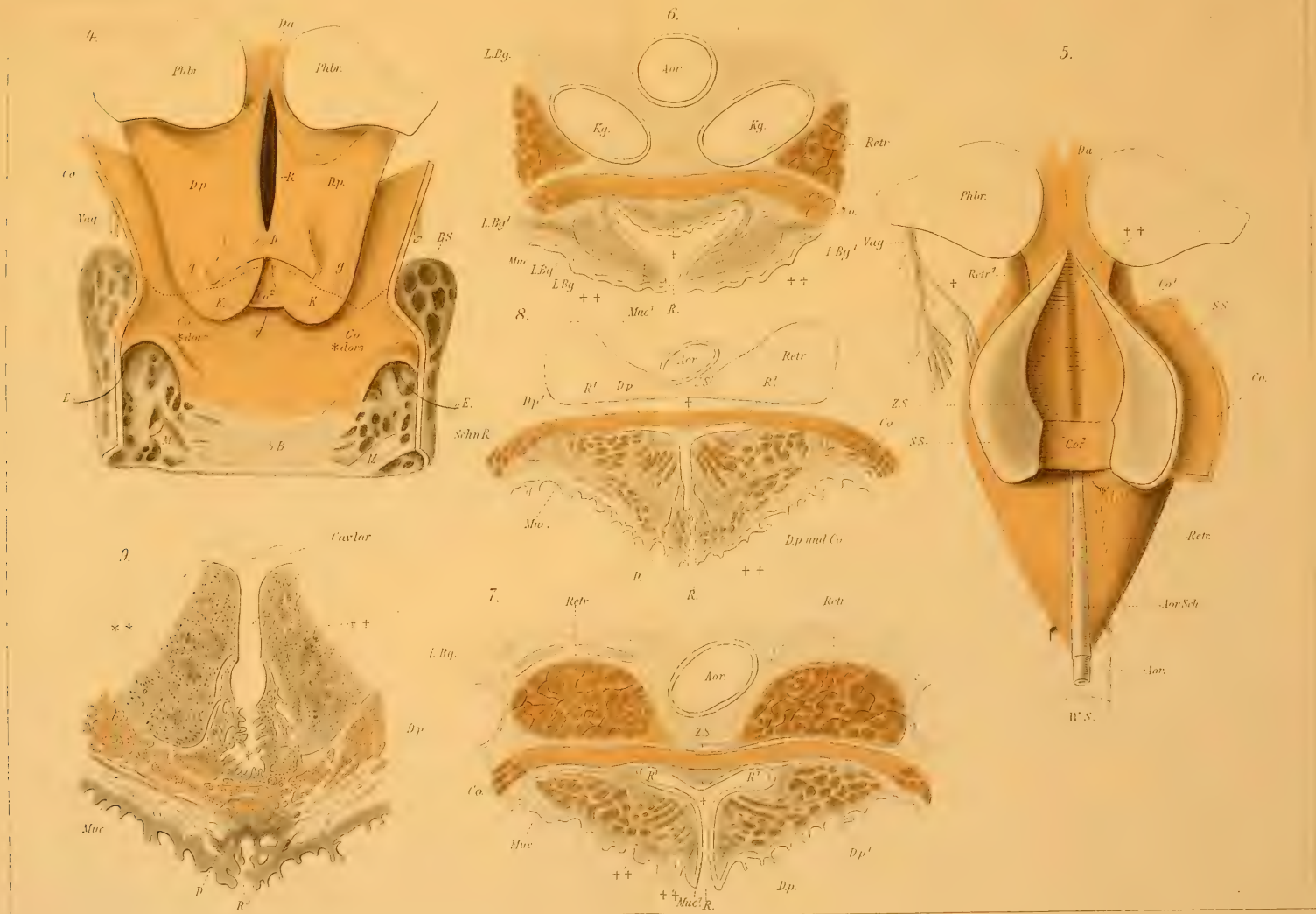
die Voraussetzung gebunden gewesen sein muss, dass die Fische nicht mehr genöthigt waren, zum Zweck der Füllung ihrer Schwimmblase an die Oberfläche zu steigen, sondern die Fähigkeit erlangt hatten, diese aus dem Blut ihrer Gefässe zu füllen. Damit entfiel das Bedürfnis nach einem weiten Luftgang. Dieser konnte zu dem engen, kaum noch wegsamen Canal herabsinken, der er jetzt thatsächlich bei fast allen Physostomen ist, und schliesslich sogar ganz zurückgebildet werden, wie es bei den Physoclisten, den notorisch stammesgeschichtlich jüngsten Knochenfischen, der Fall ist.

Ich hoffe, dass es mir gelungen ist, zu zeigen, dass an der Hand einer sorgfältigen Analyse und umsichtigen Synthese der beobachteten Thatsachen die Schwierigkeiten, welche der Vergleichung von Schwimmblase und Lunge bisher entgegenzustehen schienen, beseitigt werden können, und es sollte mich freuen, wenn auch mein Versuch, die Lungen und Schwimmblasen zum System der Visceraltaschen in Beziehung zu setzen, werth erscheinen sollte, einer ernsthaften Prüfung unterworfen zu werden.

Lippert & Co. (G. Pätz'sche Buchdr.), Naumburg a. S.

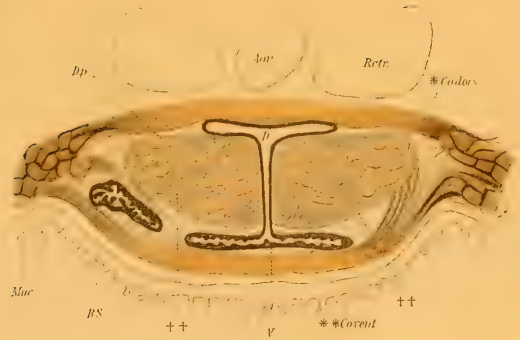


Verl. v. Gustav Fischer, Jena.
Lith. Anst. v. A. Gilisch, Jena.

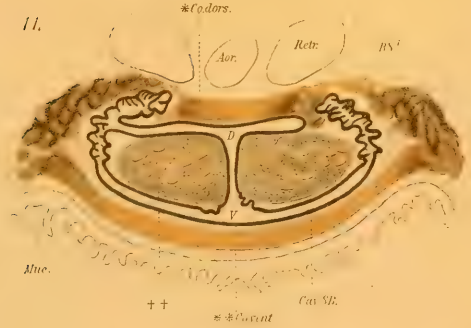


Wiedersheim gez. Verl. v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

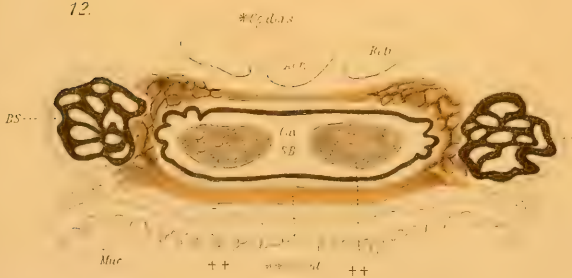
10.



11.



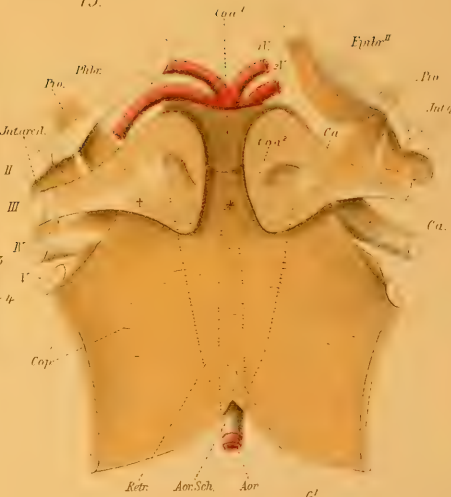
12.



13.

14.

15.



16.

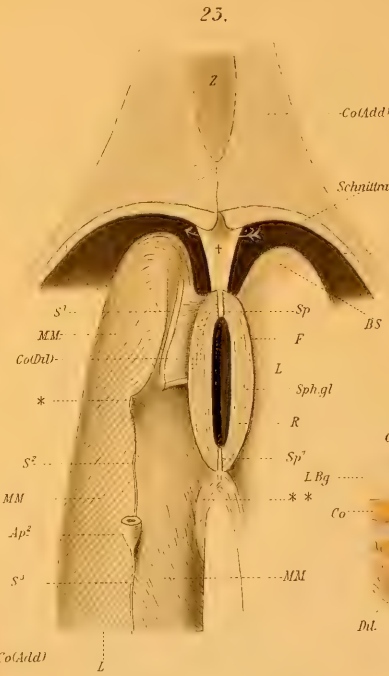
17.

Wiedersheim gez

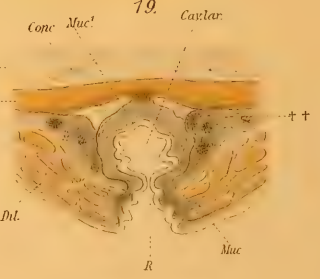
Verl. v. Gustav Fischer, Jena

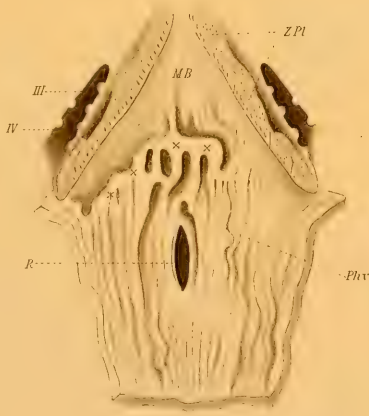
Lith. Anst. v. A. Giltsch, Jena.

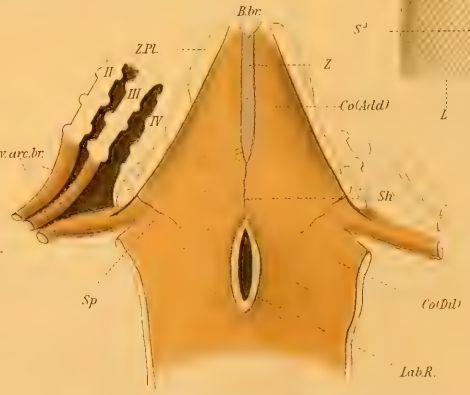
22.
R
Sph.gl.
Co(Dil)
Muc.
Co(Dil)
Muc'
M.M
Lg.Cav.
Lg.Cav.
M'M'
Muc²

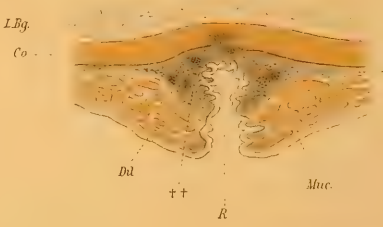

23.
Z
Co(Add)
Schnittrand
BS
S¹
Sp
MM
F
Co(Dil)
L
Sph.gl
R
S²
Sp'
L.Bg
MM
Co
Ap²
S³
MM
L

24.
Co(Add)
MM
S¹
BLS¹
Coel.
BLS²
Lg.Cav

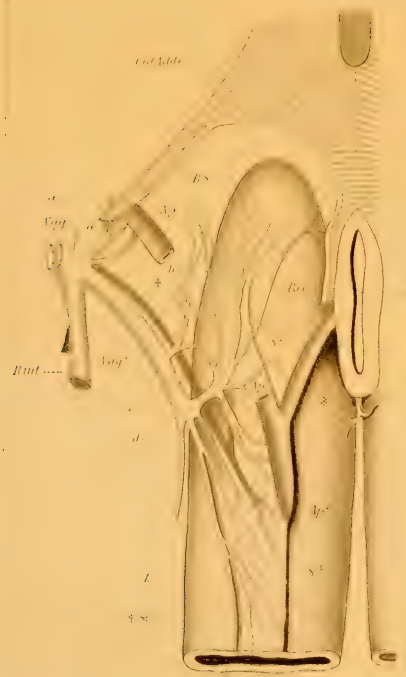

19.
Conc
Muc¹
Cav.lar.
Co
Dil.
Muc
R


20.
Z.Pl
III
MB
IV
R


21.
B.br.
Z.Pl.
II
Z
III
Co(Add)
IV
Lev.arc.br.
Sh
Pl.ventr
Sp
Co(Dil)
Lab.R.


18.
L.Bg.
Co
Memb
Dil
Muc.
R

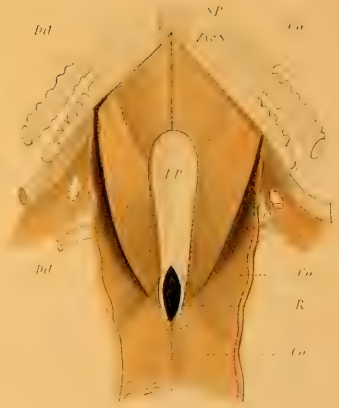
25.



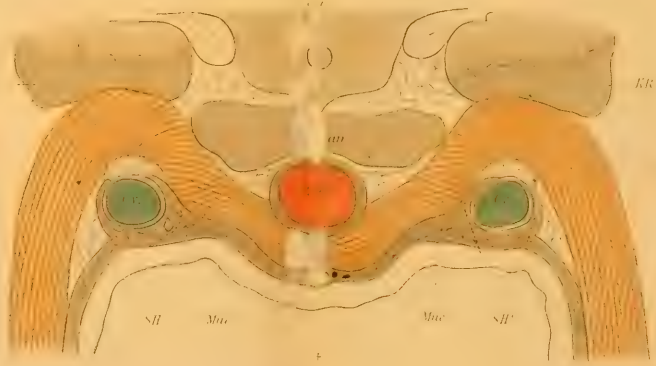
31.

27.

26.



28



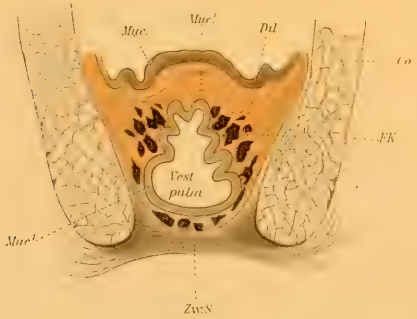
30.

29.

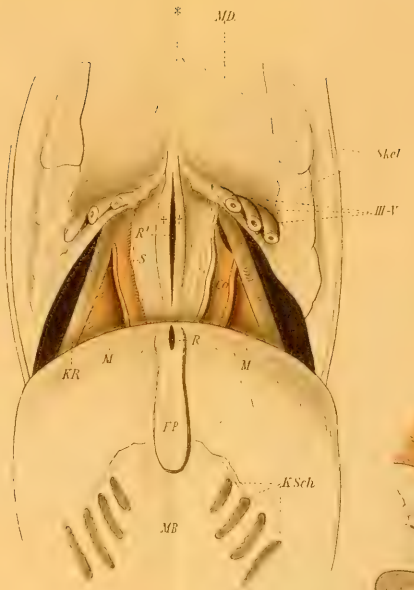
32.

33.

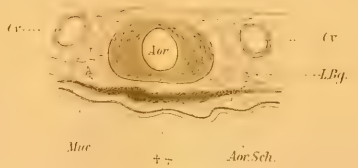
34.



35.



36.



37.

38

39.

40.

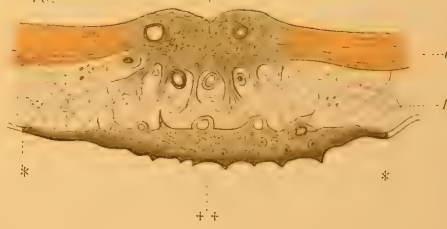


Fig. 6.

Fig. 1.

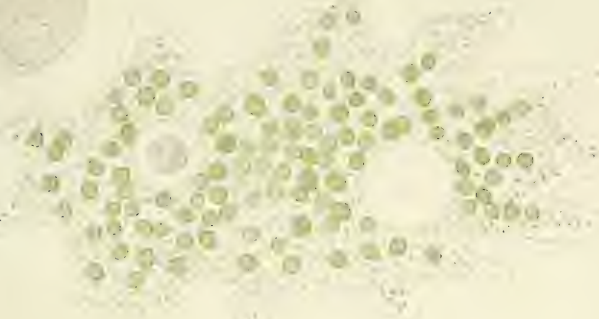


Fig. 8.

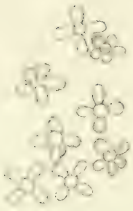


Fig. 9.

Fig. 2.

Fig. 7.

Fig. 5.

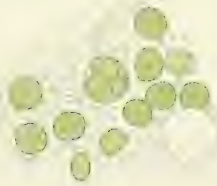


Fig. 4.

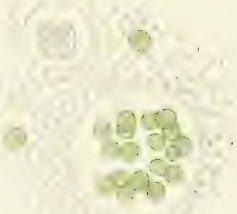
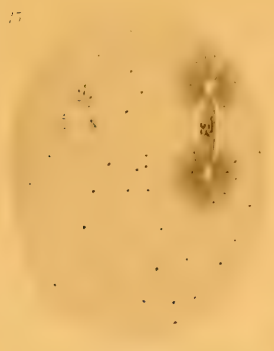


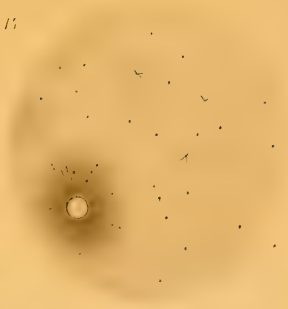
Fig. 3.

Verlag v. Gustav Fischer, Jena.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.


15

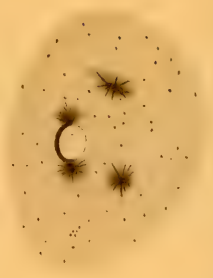

16

18

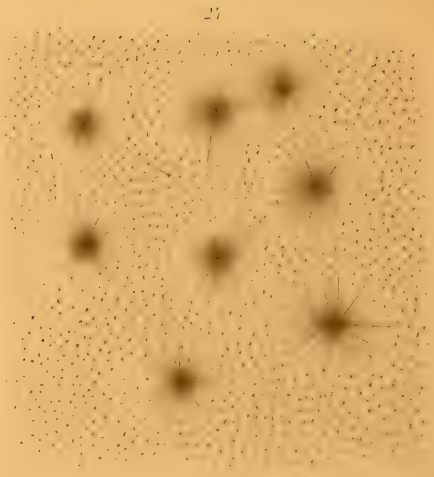
22

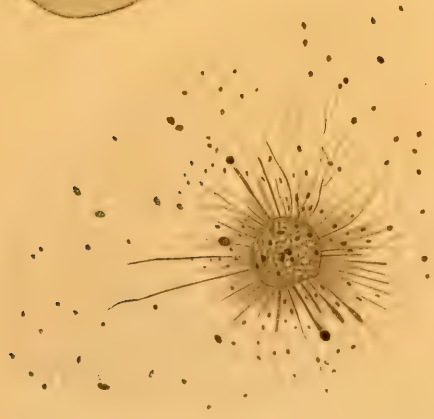
16

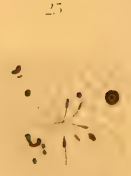
15


17

19


21


21


23

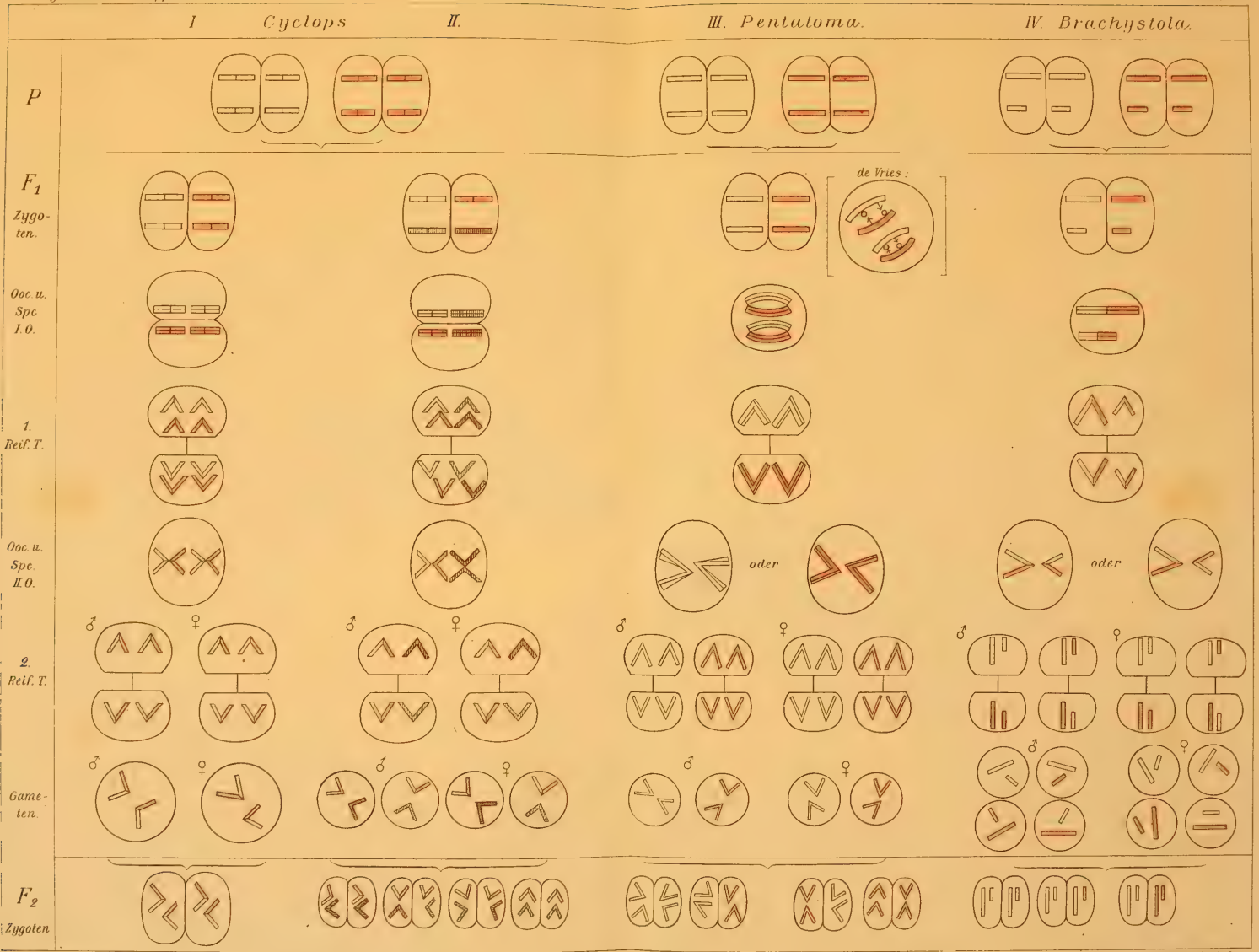
20

Verlag von ***Gustav Fischer*** *in* ***Jena.***

Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

Guenther gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena



Morian H. Volkens per gez. Verl. v. Gustav Fischer, Jena Lith. Anst. v. J. Arndt, Jena

Fig. 1

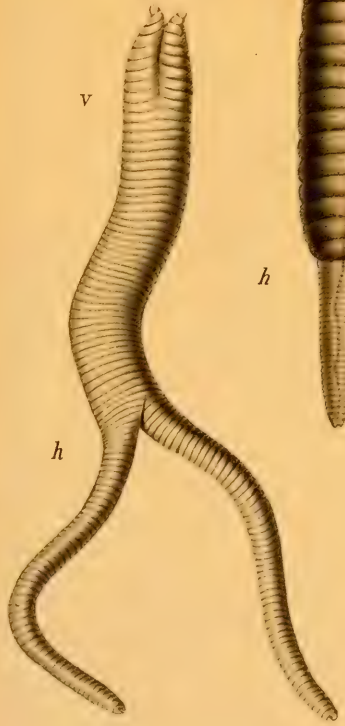


Fig. 2

Fig. 3

Fig. 4

Fig. 5

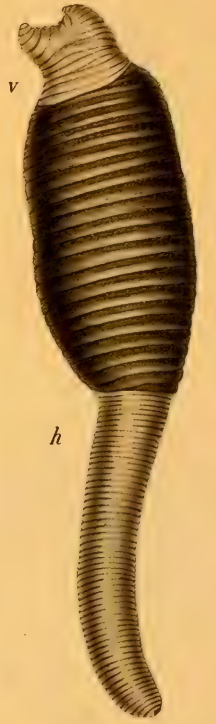


Fig. 6

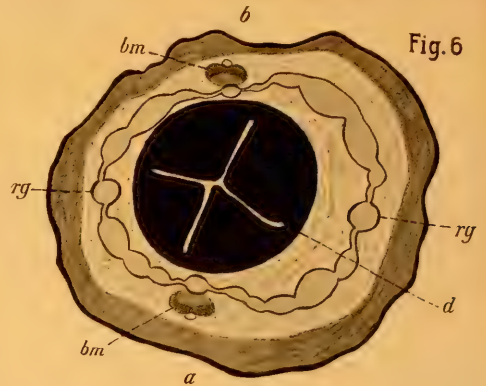


Fig. 7

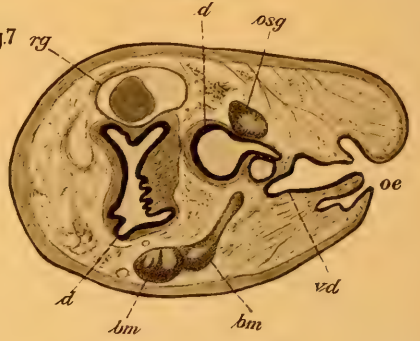
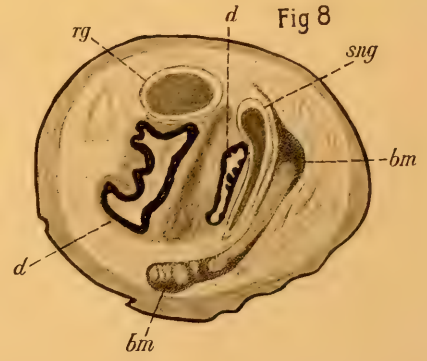


Fig 8



Verlag von Gustav Fischer in Jena.

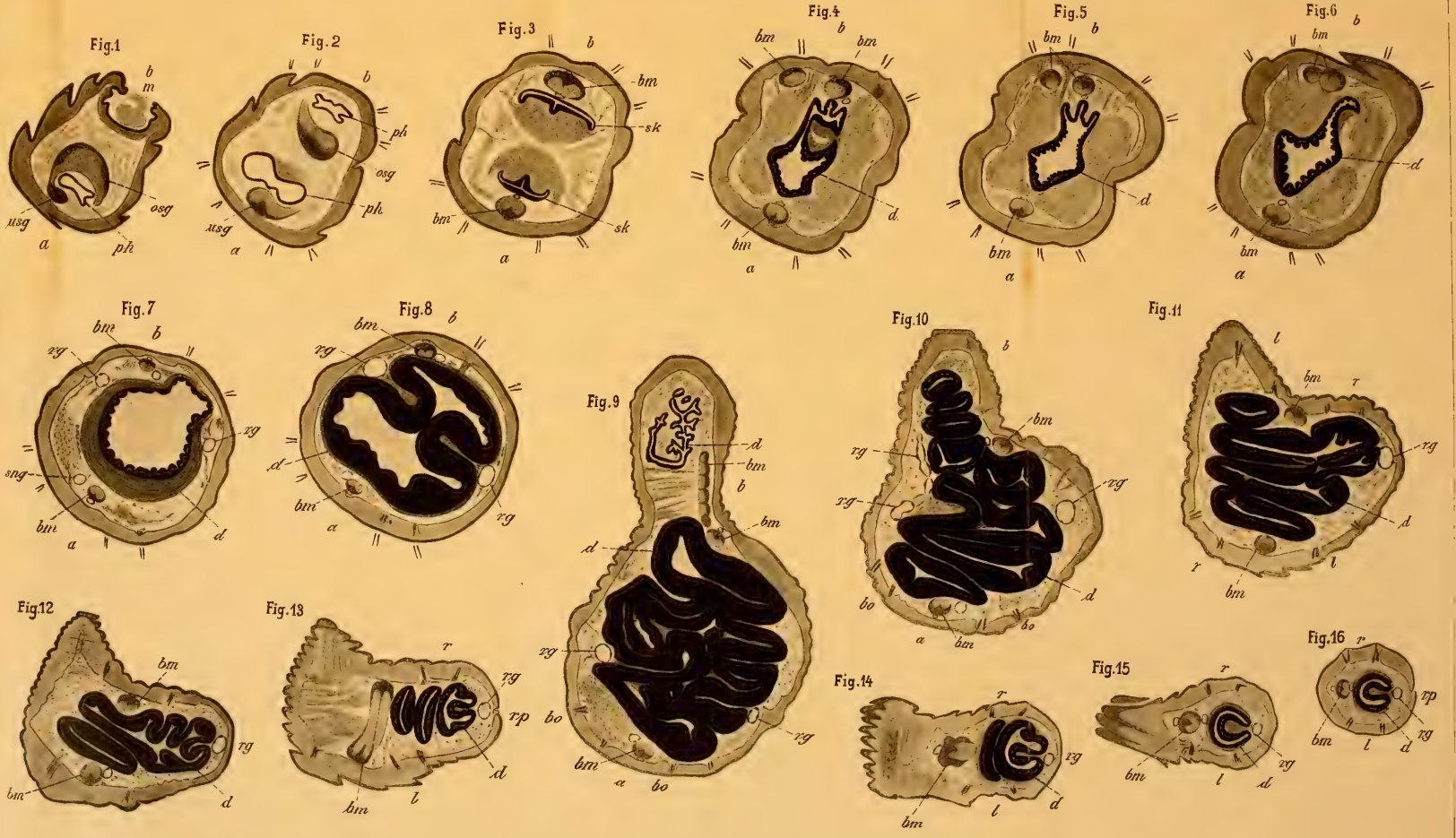
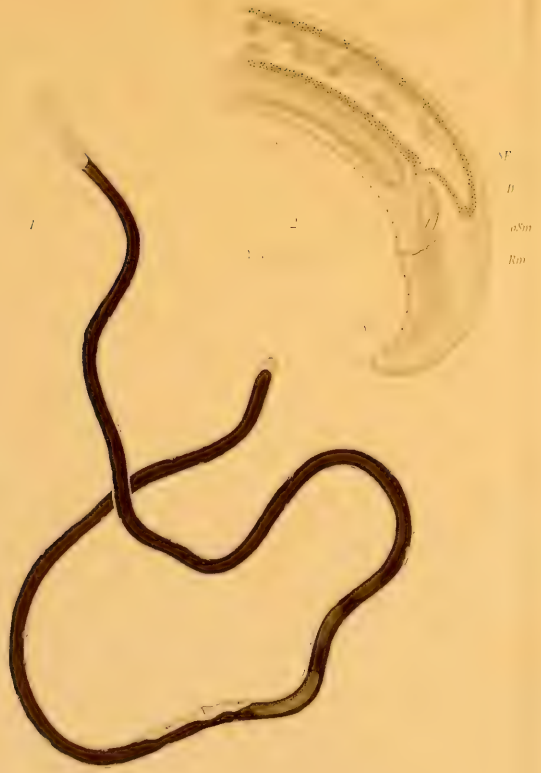
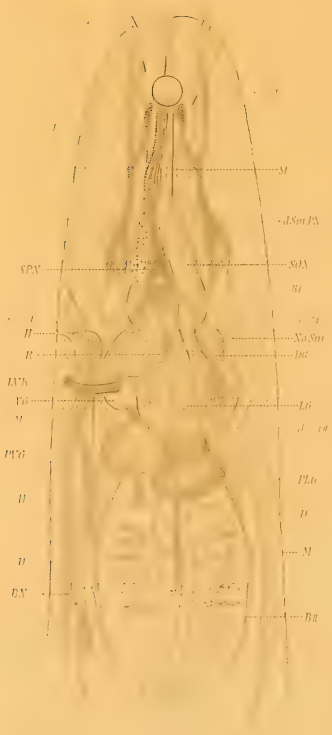
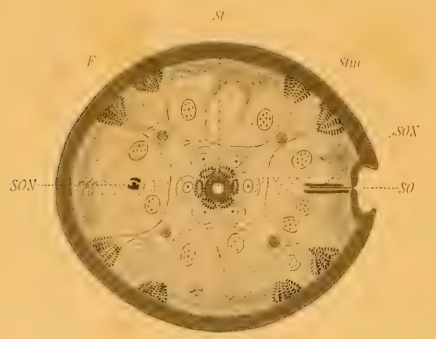


Fig.1
b
m
usg
osg
a
ph
Fig.2
b
ph
osg
usg
ph
a
Fig.3
b
bm
sk
bm
sk
a
Fig.4
bm
b
bm
d
bm
a
Fig.5
bm
b
d
bm
a
Fig.6
bm
b
d
bm
a
Fig.7
bm
b
rg
rg
sng
bm
a
d
Fig.8
bm
b
rg
d
bm
a
rg
Fig.9
d
bm
b
bm
d
rg
bm
a
bo
Fig.10
b
bm
rg
rg
rg
bo
a
bm
d
Fig.11
l
bm
r
rg
d
r
l
bm
Fig.12
bm
rg
bm
d
Fig.13
r
rg
rp
d
bm
l
Fig.14
r
rg
bm
l
d
Fig.15
r
rp
bm
l
rg
d
Fig.16
r
rp
bm
l
rg
d



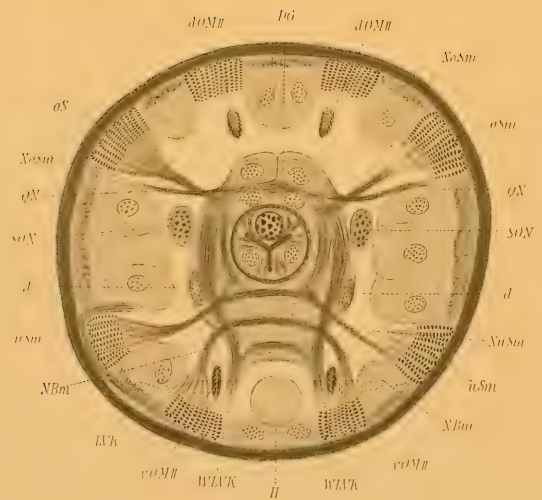


6



7

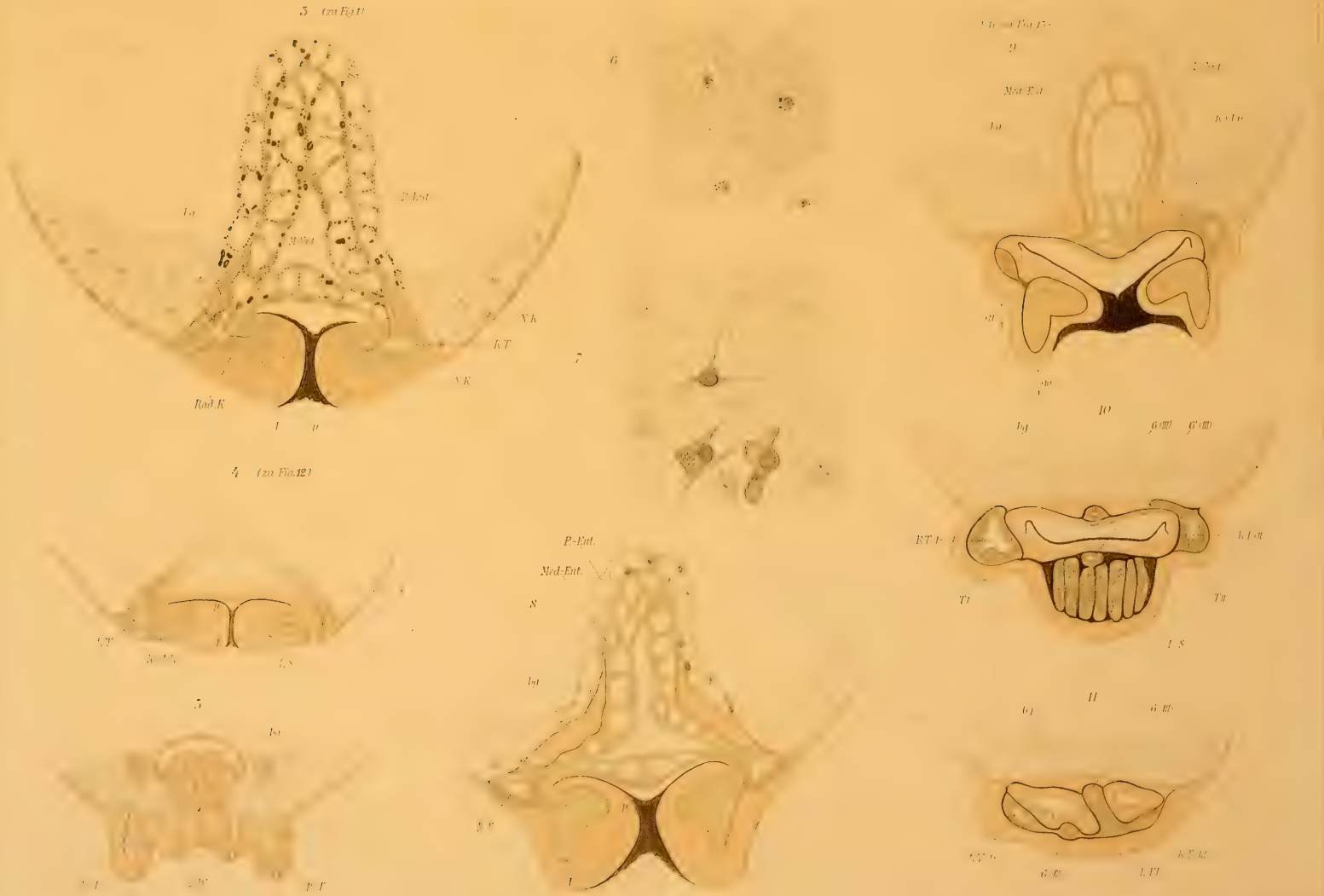
8



9

Gustav Fischer · Jena

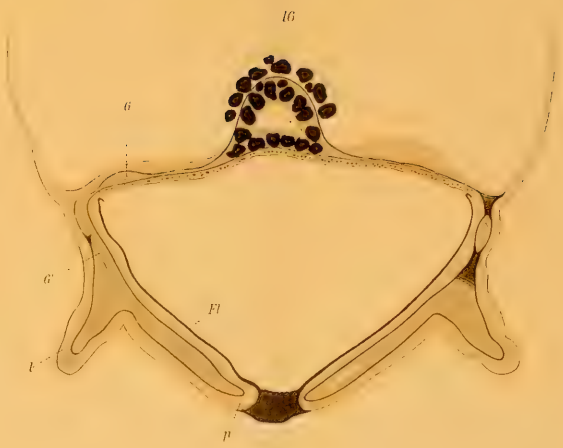
1
2



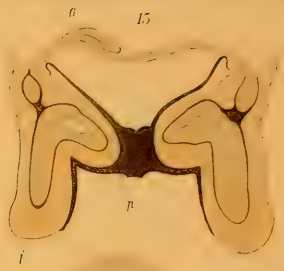
Verlag von Gustav Fischer in Jena.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

13 (zu Fig. 9–11)

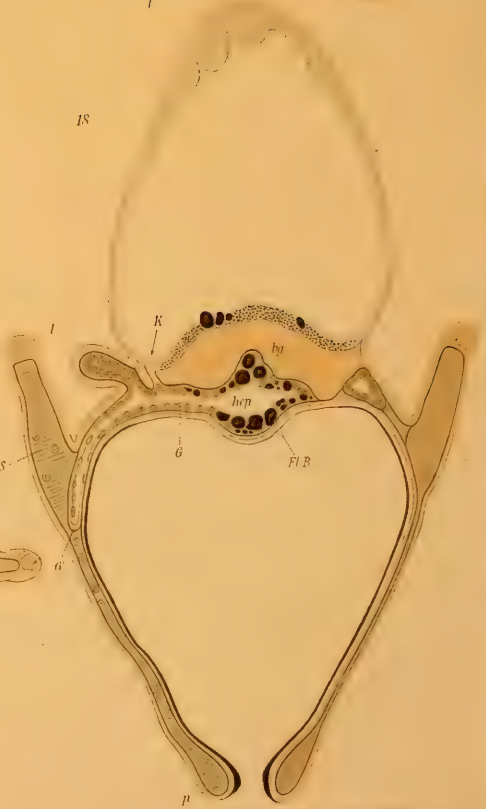
16



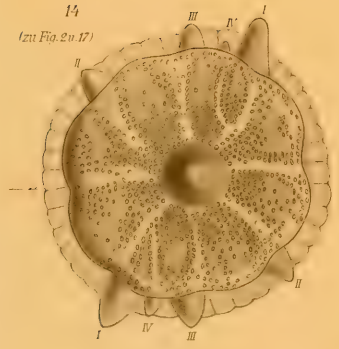
15



18



14
(zu Fig. 2 u. 17)



17 (zu Fig. 2 u. 4)

12
(zu Fig. 4)

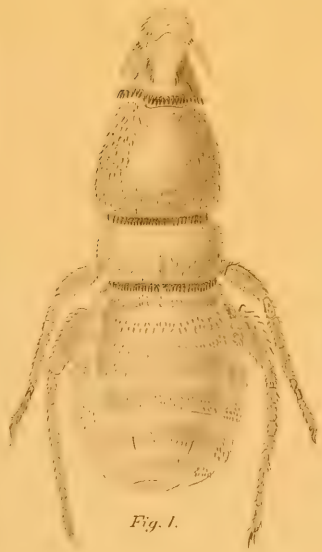


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 5.

Fig. 6.

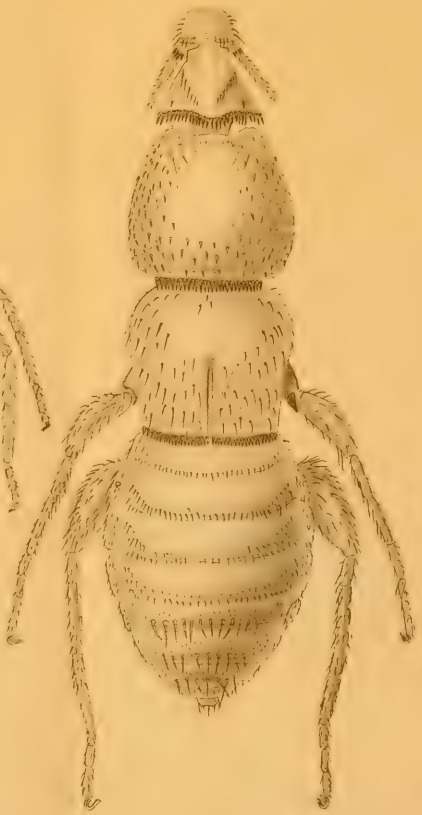


Fig. 3.

Fig. 4.

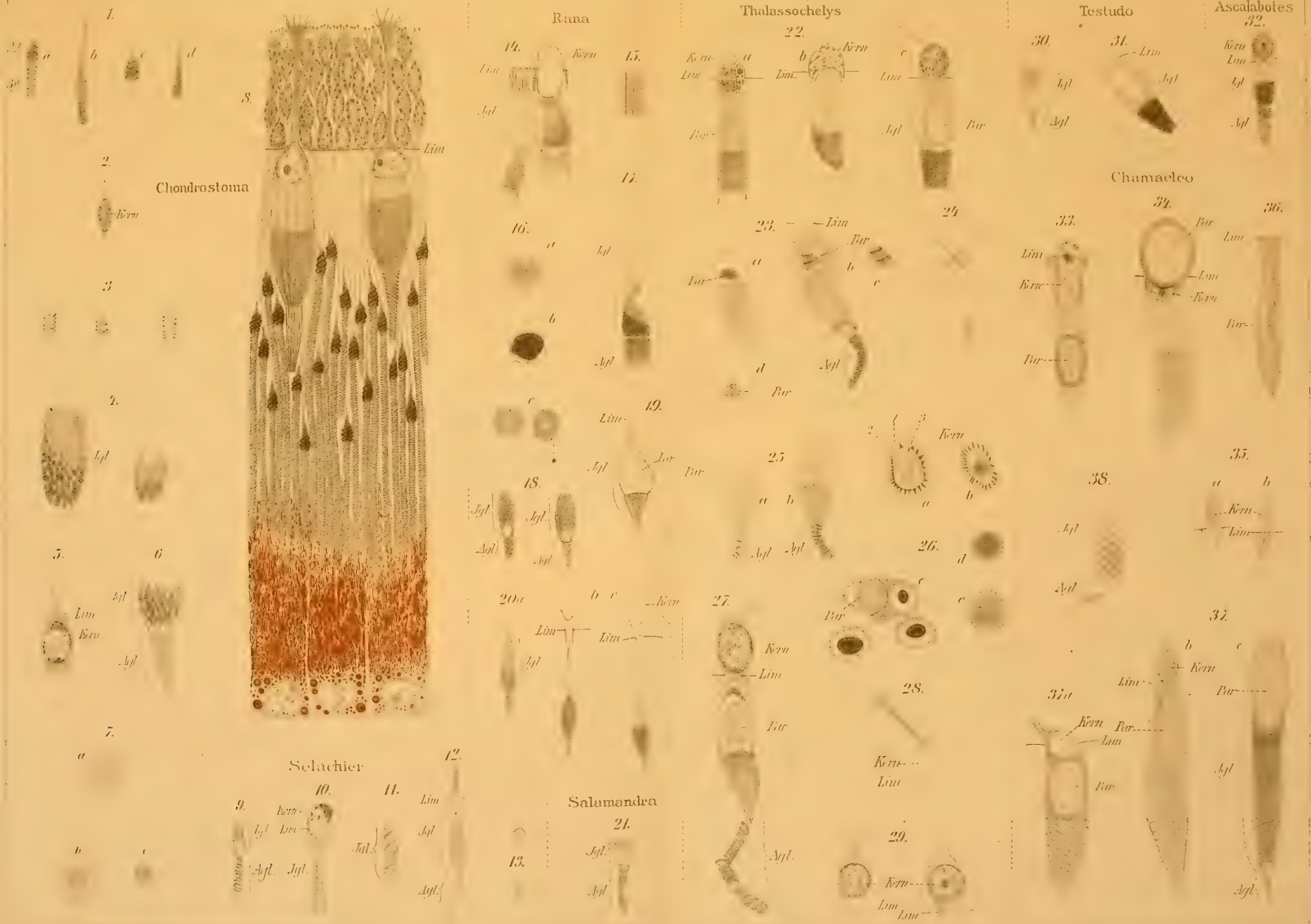
P. Speiser pez. Verlag v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. Wesser, Jena

n. Gustav Fischer Jena.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

H. Saemann u. W. Freytag del.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.



R. Hesse gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

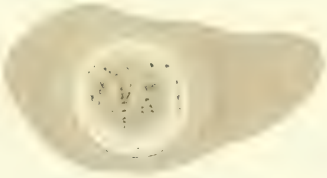


Fig. 4.

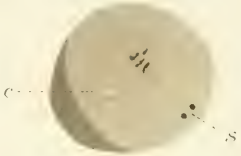


Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

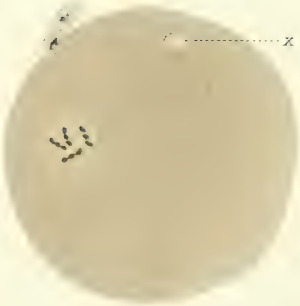


Fig. 8.

Katharinер del. Verlag v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

Fig. 9.

Fig. 11.

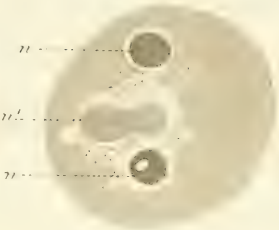


Fig. 12.

Fig. 10.

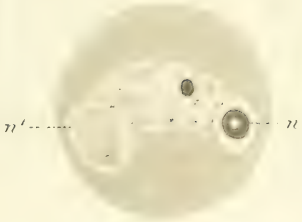


Fig. 13.

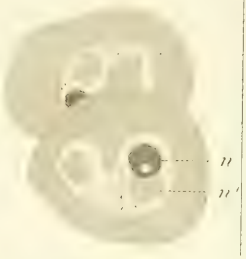


Fig. 14.

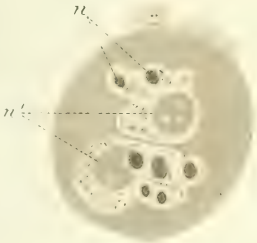


Fig. 16.

Fig. 15.

Fig. 17.

Fig. 18.

Kukenthal del
Verlag v. Gustav Fischer, Jena.
Lith Anst v. E. Wesser, Jena

Fig. 19.

Fig. 20.

Fig. 21.

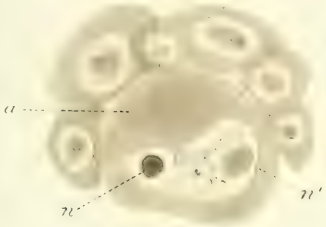


Fig. 22a

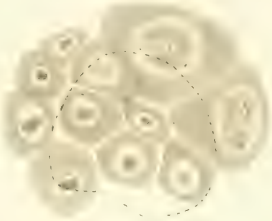


Fig. 22b

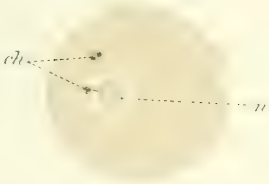


Fig. 23

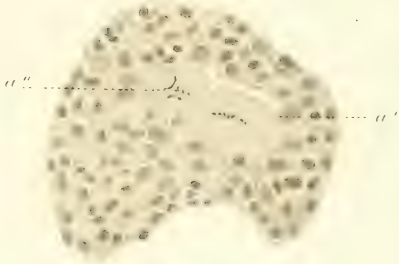


Fig. 25.

Fig. 24a

Fig. 24b

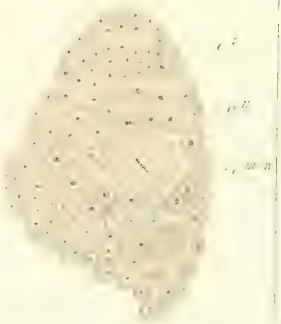


Fig. 26.

Katharinер del
Verlag v. Gustav Fischer, Jena.
Lith Anst v. K. Wessen, Jena.

Hummel - Variationen. 1¼:1

1 Bombus variabilis var. staudingeri
3 B. variab. var. notomelas
5 B. variab. var. fuliginosa
7 B. variab. var thuringiaca
9 Psithyrus vestalis

2 B. variab. var. sordida
4 B. variab. var. ferruginea
6 B. variab. var. fusca
8 B. variab. var. tristis
10 Psithyrus vestalis perezi

11 Bombus hortorum
13 B. hortorum fidens
15 B. hortorum consobrinus
17 B. terrestris

12 B. hortorum argillaceus
14 B. hortorum opulentus
16 B. hortorum corsicus
18 B. terrestris xanthopus

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

1

2

9

10

3

4

11

12

5

6

13

14

7

8

15

16

Arktische Hummeln 1¼:1

1 Bombus hyperboreus
3 B. kirbyellus
5 B. lapp. var. lugubris
7 B. agror. var. arctica
2 Bombus alpinus
4 B. hort. consobrinus
6 B. hyp. var. calida
8 B. jonellus

Alpine Hummeln 1¼:1

9 Bombus morawitzi
11 B. alticola
13 B. lapp. var. praticola
15 B. agrorum
10 Bombus alpinus
12 B. hort. opulentus
14 B. hypnorum
16 B. jonellus var.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

1

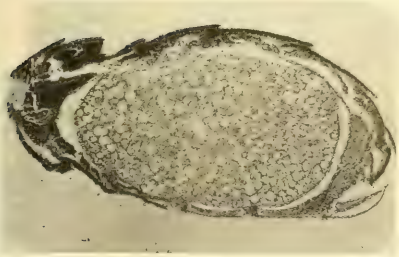
2

3

3 b

3 d

3 a



3 e

5

3 c

4

6

E. Wasmann phot.

Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

7

8

7 a

9

10

11

11 a

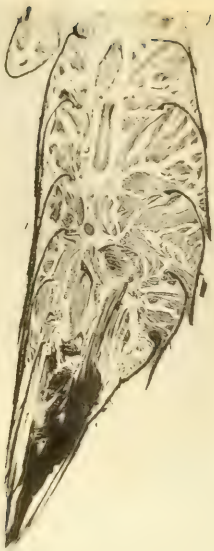
11 b

E. Wasmann phot.

Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

12



11 c

13

14

15

16

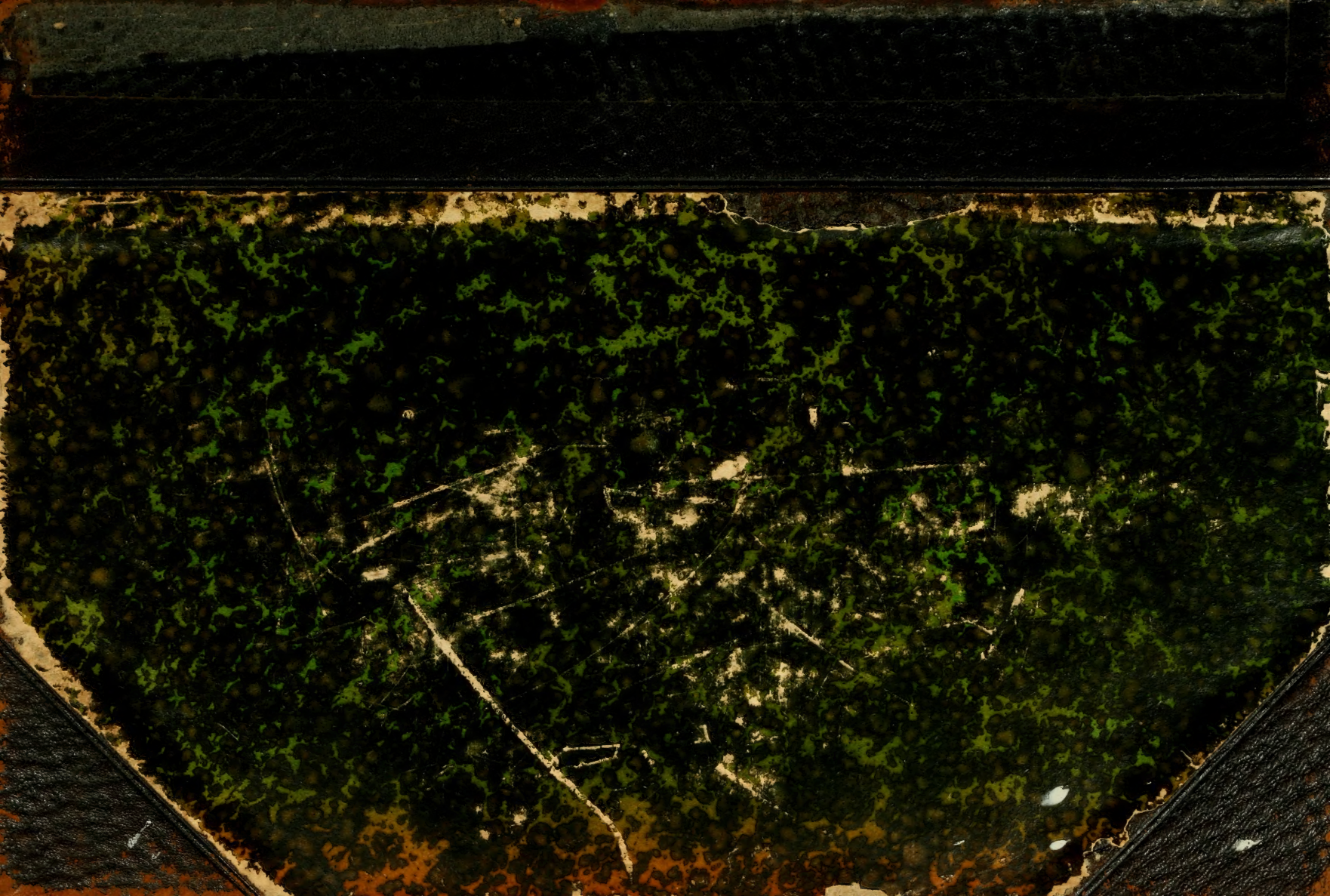
17

18

E. Wasmann, phot. et del.

Crayondruck von J. B. Obernetter, München.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

MBL WHOI Library - Serials
5 WHSE 02844

1585